

# ÜBER DIE STRUKTUR UND DIE INNERVIERUNG DER AUGENMUSKELN DER VÖGEL UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DES GANGLION CILIARE

A. ÁBRAHÁM und A. STAMMER

Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der József Attila Universität Szeged

(Eingegangen am 15 Juni 1966)

Mit der Innervierung der Augenmuskeln der Vögel haben sich — soweit sich aus den uns zugänglichen Literaturdaten feststellen lässt — ungeachtet dessen, dass das Problem von anatomischem, morphologischem, physiologischem, cytologischem und phylogenetischem Gesichtspunkte aus gleich interessant und wichtig ist, bisher nur wenige Forscher eingehender beschäftigt. Abgesehen von den Untersuchungen SLONAKERS (1918), die sich nur auf einem engumgrenzten Gebiet und nur in anatomischer Beziehung mit der Frage befassen, findet sich keine einzige Arbeit, die uns diesem vom strukturellen und physiologischem Gesichtspunkte aus so überaus wichtigen Fragenkomplex nähergebracht hätte. Grösse, Struktur, Ursprung, Insertion und Verlaufsrichtung der Augenmuskeln, sowie ihr Verhältnis zu den in der *Orbita* befindlichen Organen, in erster Linie der Harderschen Drüse, all dies sind Faktoren, die die gestaltende Wirkung der Lebensweise, die Wechselbeziehungen und Einheit von Organismus und Umgebung präziser und annehmbarer widerspiegeln.

Wir waren deshalb bemüht, unsere Untersuchungen auf möglichst viele Vogelarten auszudehnen. Unsere Untersuchungen umfassen die Anatomie der Augenmuskeln, ihre makroskopische und mikroskopische Innervierung, sowie die Anatomie und Histologie des *Ganglion ciliare*.

## Material und Methoden

Es wurden in erster Linie die Augen von leicht zugänglichen Hausvögeln und daneben solche zahlreicher nicht domestizierter Vögel untersucht.\* Die anatomischen Untersuchungen wurden zumeist an frischen Augen vorgenommen, häufig aber auch an in Formalin gut fixiertem Material.

Es gelangten die Augen folgender Vögel zur Untersuchung:

*Gallinaei*: *Gallus domesticus* BRIESS, *Numida meleagris* L., *Phasianus colchicus* L.

*Columbae*: *Stereoptopelia decaocto* FRID., *Turtur turtur* L., *Columba livia domestica* OM.

*Lari*: *Hydrochelidon nigra* L., *Larus ridibundus* L., *Larus argentatus* PONTOPP.

*Grallae*: *Limosa limosa* L., *Totanus glareola* L., *Gallinago gallinago* L., *Pavoncella pugnax* L., *Charadrius alexandrinus* L., *Glareola pratincola* L., *Gallinula*

\* Unseres Untersuchungsmaterial stammt grösstenteils aus dem Zoologischen Garten von Budapest und von Fehértó, mit lebenswürdiger Unterstützung von Dir. Dr. Cs. ANGYI und Prof. P. BERETZK.

*chloropus* L., *Rallus aquaticus* L., *Limosa lapponica* L., *Tringa alpina* L., *Tringa subarquata* GÜLD., *Vanellus vanellus* L.

*Lamellirostres*: *Anser anser* L., *Anas anas* L., *Anas boschas* L., *Anser albifrons* SCOP., *Nyroca nyroca* L., *Anas crecca* L., *Anser fabalis* LATH., *Mergus merganser* L.

*Ciconiae*: *Ardea cinerea* L., *Platalea leucorodia* L., *Garzetta garzetta* L.

*Pygopodes*: *Colymbus arcticus* L., *Podiceps fluviatilis* TUNST., *Podiceps nigricollis* BRHM., *Podiceps cristatus* L.

*Accipitres*: *Circus macrurus* GMEL., *Falco tinnunculus* L., *Buteo ferox* GM., *Buteo buteo* L.

*Striges*: *Asio otus* L., *Syrnium aluco* L.

*Psittaci*: *Melopsittacus undulatus* SHAW.

*Coccygomorphae*: *Alcedo ispida* L.

*Pici*: *Dryobates major* L., *Picus viridis* L.

*Passeres*: *Passer domesticus* L., *Sturnus vulgaris* L., *Colaeus monedula* L., *Coccythraustes coccythraustes* PALL., *Turdus merula* L., *Carduelis carduelis* L., *Alauda arvensis* L., *Turdus pilaris* L., *Garrulus glandarius* L., *Riparia riparia* L.

Histologisch wurden die Augenmuskeln und das Ganglion ciliare des *Gallus domesticus* BRIESS, *Meleagris gallopavo* L., *Anser anser* L., *Columba livia domestica* OM., *Ardea cinerea* L., *Buteo buteo* L., *Numida meleagris* L., *Syrnium aluco* L. und *Larus ridibundus* L. aufgearbeitet. Zu den histologischen Untersuchungen wurden die Augen in 10%igem Formalin, oder in LAWRENTJEW-schem AFA, dann in 10–20%igem neutralem Formalin fixiert, Schnitte am Gefriermikrotom hergestellt und diese nach BIELSCHOWSKY–GROS bzw. nach BIELSCHOWSKY–ÁBRAHÁM imprägniert. Zur Imprägnierung des Ganglion ciliare erwies sich ausschliesslich das letztere Verfahren als geeignet.

Das Material, das – wie aus der Aufzählung erhellt – aus Vogelordnungen verschiedenster Lebensweise stammte, war überaus geeignet, ein allgemeines Bild von den anatomischen und histologischen Verhältnissen der Augenmuskeln und des Ganglion ciliare der Vögel zu geben und gleichzeitig auf Grund der zahlreichen Abweichungen, Unterschiede und Ähnlichkeiten Daten zur Erklärung des aufgeworfenen Problems sammeln zu lassen.

## Die Anatomie der Augenmuskeln

Der Bewegung des Vogelauges dienen – wie gewöhnlich bei allen Wirbeltieren, – 4 gerade und 2 schräge Muskeln, denen sich hier – im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltiergruppen – noch zwei weitere Muskeln zugesellen, nämlich die zum Zurückziehen der Nickhaut (*Membrana nictitans*) dienenden *Musculus quadratus* und *Musculus pyramidalis*.

Ursprung und Insertion der Augenmuskeln stimmen im grossen und ganzen mit denen bei den übrigen Wirbeltieren, insbesondere bei den Säugern gefundenen Verhältnissen überein. Dies dürfte auch mit ein Grund für die Vernachlässigung der diesbezüglichen Literaturdaten sein. Da, um Vergleiche anstellen zu können, die Kenntnis von Ursprung und Insertion der betreffenden Muskeln erforderlich war, haben wir auch in dieser Richtung exakte Untersuchungen angestellt, die zu folgenden Ergebnissen führten:



Die 4 geraden Augenmuskeln entspringen der Orbitawand mit einer gemeinsamen Sehne, die den *Nervus opticus* hüllenartig umgibt. Nach kurzem Verlauf trennen sich die vier Muskeln und bilden hinter dem sehnigen Abschnitt einen verbreiterten, starken Muskelbauch, um dann flach verjüngt mit einer flach verbreiterten, sehr dünnen Sehne sich der *Sklera* des *Bulbus* anzuheften.

Die schrägen Augenmuskeln entspringen am *Mesethmoideum* untereinander mit breiter Basis in Höhe des Augenaquators. Der *Musculus obliquus superior* wird vom Äquator aufwärts immer dünner und haftet mit einer sehr breiten, aber dünnen Sehne am *Bulbus*, häufig unterhalb der Sehne des *Musculus rectus superior*. Der *Musculus obliquus superior* der Vögel hat – entgegen dem der Säugetiere – nur eine Muskelportion. Der *Musculus obliquus inferior* wird abwärts vom Äquator ebenfalls immer dünner und schliesst sich dann mit einer breiten, dünnen Sehne dem *Bulbus* – zumeist oberhalb der Sehne des *Musculus rectus inferior* an (Abb. 1).

Der *Musculus pyramidalis* entspringt unterhalb der Insertionsstelle des *Musculus rectus inferior* und *Musculus obliquus inferior*. Seine Sehne durchbohrt den Muskelkörper des *Musculus quadratus*, umgeht den *Nervus opticus* und biegt dann, zwischen *Musculus rectus lateralis* und *Musculus rectus inferior* fortziehend, auf die vordere Bulbusoberfläche und inseriert an der *Membrana nictitans*. Der *Musculus quadratus* entspringt mit breiter Basis an der *Sklera* und biegt die Sehne des *Musculus pyramidalis* umfassend, in sich selbst zurück. Durch den Umstand, dass die Sehne des *Musculus pyramidalis* durch den *Musculus quadratus* hindurchdringt, ist die Kooperation der beiden Muskeln gesichert (Abb. 2). Von den hier geschilderten Ursprungs- und Insertionsverhältnissen haben wir die folgenden Abweichungen gefunden:

Die Insertionen der Augenmuskeln reichen bei den Hausvögeln bis an den Bulbusrand. Dies sahen wir auch bei den meisten Tagvögeln. Das Gegenteil hiervon zeigt sich bei den Eulenarten (nächtliche Raubvögel), bei denen – wie auch aus den Untersuchungen von FRANZ (1907) und BARTELS-DENNLER (1920) hervorgeht, die Augenmuskeln minimal sind und nicht zur Bewegung des Auges dienen (SOEMMERRING, 1918). Zwischen diesen beiden Extremen gibt es zahlreiche Übergänge. Bezüglich des Entwicklungsgrades der Augenmuskeln zwischen den Eulen und den meisten Tagesvögeln nimmt eine Mittelstellung das Auge der *Gallinago gallinago* ein, an deren Auge, mit seiner etwas hervortretenden Linse, reichen die Augenmuskeln zwar bis unter den Äquator hinaus, sind aber schwach wie die der Eulen. Unseres Erachtens hängt auch diese Erscheinung mit der Lebensweise des Vogels zusammen.

Auch in den anatomischen Verhältnissen der schrägen Muskeln bestehen Unterschiede. Bei einigen Vögeln sind sie so lang, dass sie erst hinter dem *Musculus rectus inferior* bzw. dem *Musculus rectus superior* inserieren und bei anderen so kurz, dass sie erst wenige mm vor dem *Musculus rectus superior* bzw. *Musculus rectus inferior* haften. Auffallend kurze Schrägmuskeln besitzt z. B. die *Turtur turtur*, die 5 mm vor dem *Musculus rectus inferior* inserieren. Bei den ihr verwandten *Columba*-arten sind dagegen die schrägen Muskeln gut entwickelt und lang und haften erst hinter dem *Musculus rectus inferior*. Mit einer kurzen, aber breiten Sehne haften der *Musculus obliquus superior* und *inferior* des *Totanus giareola*. Kurz und dünn sind auch die Schrägmuskeln der Eulen. Auffallend lang und stark entwickelt sind sie dagegen beim *Sturnus vulgaris* und der *Limosa lap-*

*ponica*. In einigen Fällen hat es den Anschein, dass die starke Entwicklung der HARDER'schen Drüse – bekanntlich eine interessante Eigenschaft der Wasservögel – mit einer Schwächung des *Musculus obliquus inferior* einhergeht. In solchen Fällen wird er nur an der Austrittsstelle an der HARDER'schen Drüse sichtbar und haftet so schwach am *Bulbus*, dass er, gemeinsam mit der HARDER'schen Drüse, ohne Anstrengung ablösbar ist.

Abweichungen liessen sich im Entwicklungsgrade der geraden Augenmuskeln feststellen.

Der *Musculus rectus lateralis* und *medialis* sind gleich stark entwickelt z. B. bei den Dohlen *Colaeus*, beim Sperling (*Passer*), Star (*Sturnus*). Aber bei Truthahn (*Meleagris*), Huhn (*Gallus*) oder Perlhuhn (*Numida*) ist dagegen der gerade mediale Augenmuskel beträchtlich breiter, aber dünner als der laterale gerade Muskel. Einen interessanten Fall der Abweichung zwischen den beiden obigen geraden Muskeln sahen wir bei den Eulen, bei denen der *Musculus rectus medialis* der bestentwickelte aller Augenmuskeln ist und bedeutend dicker und breiter als der *Musculus rectus lateralis* ist.

Der *Musculus rectus superior* und *inferior* werden häufig an die Lateralseite gedrängt. Die primäre Ursache hierfür ist, dass der *Nervus opticus* seitlich aus dem *Bulbus* austritt, bedeutend mehr seitlich, als beim Menschen und den meisten Säugetieren. Die Lage der erwähnten Muskeln steht ausser mit der erwähnten Ursache auch mit dem Entwicklungsgrade der HARDER'schen Drüse in Zusammenhang, am Auge der Ohreule (*Asio*) z. B., wo die HARDER'sche Drüse klein ist, stehen die Muskeln nahezu symmetrisch angeordnet. Äusserst stark entwickelt ist dagegen die HARDER'sche Drüse, wie z. B. bei den Wasservögeln, oder beim Sperling, Huhn, Ente, die gleichzeitig eine auffallend asymmetrische Anordnung der Muskeln zeigen. Die von FRANZ (1909), HESS (1912) und ROCHON-DUVIGNEAUD (1920) auf die inneren Augenmuskeln bezogene nasale Asymmetrie macht sich somit auch in der Anordnung der äusseren Augenmuskeln bemerkbar.

Der *Musculus pyramidalis* ist zumeist vom *Musculus rectus inferior* gedeckt, wie z. B. im Falle des Truthahns (*Meleagris*), des Perlhuhns (*Numida*), der Uferschnepfe (*Limosa*), oder der schwarzen Seeschwalbe (*Hydrochelidon*). Er kann aber auch etwas mehr seitwärts entspringen und dann halb oder vollkommen neben dem *Musculus rectus inferior* zu liegen kommen. Zur Hälfte gedeckt wird der *Musculus pyramidalis* vom *Musculus rectus inferior* z. B. bei den Tauben (*Columba*), der Turteltaube (*Turtur*), dem Huhn (*Gallus*), der Ente (*Anas*) und den Eulen (*Striges*); neben ihm liegt er im Falle der Dohle (*Colaeus*).

### Die Nerven der Augenmuskeln

Die Augenmuskeln erhalten ihre Nervenfasern vom III., IV., und VI. Hirnnerven. Der III., der *Nervus oculomotorius*, innerviert den *Musculus rectus superior*, *inferior*, *medialis* und den *Musculus obliquus inferior*, der IV., der *Nervus trochlearis*, den *Musculus obliquus superior* und der VI., der *Nervus abducens*, den *Musculus rectus lateralis*, den *Musculus quadratus* und den *Musculus pyramidalis*. In Bezug auf den Verlauf und die Verhältnisse dieser Nerven finden sich in der Literatur nur spärliche Angaben. Allein SLONAKER (1918) teilt bemerkenswerte Daten bzgl. des Sperlings und SZAKÁLL (1924) bezüg-



lich des Hausgeflügels mit. STRESEMANN (1927) verallgemeinert die Angaben SLONAKER's auf die Hirnnerven aller Vögel. Sehr wenig findet sich allgemein hin auch darüber, mit welchen Zweigen und in welcher Form sich die Nerven nach ihrem Austritt aus dem Gehirn den Augenmuskeln anschließen, da bei der Innervierung der Augenmuskeln aber auch diese Frage ein wichtiges Problem darzustellen scheint, haben wir den Weg der in die *Orbita* eintretenden Hirnnerven ganz bis zu ihre Endverbindung verfolgt.

Der III. Hirnnerv, der *Nervus oculomotorius*, tritt seitlich von der Austrittsstelle des *Nervus opticus*, durch seine eigene Öffnung in die *Orbita* ein. Bei den untersuchten Vögeln verzweigt er etwa 2 mm nach seinem Eintritt in zwei Äste, von denen der dünnere, der *Ramus superior* nn. *oculomotorii* und der dickere Ast, der *Ramus inferior* nn. *oculomotorii*. Der *Ramus superior* zieht zum *Musculus rectus superior*; die auf ihm verlaufenden Nervenäste sind ziemlich lange zu verfolgen. An seiner Eintrittsstelle in den Muskel teilt er sich sofort in zwei Äste, die auch mit freiem Auge sichtbare und gut verfolgbare kleinere Äste im Muskel entsenden. Der dickere Ast, der *Ramus inferior nervi oculomotorii*, gibt Fasern in das *Ganglion ciliare* ab, zieht dann weiter an der Oberfläche des *Musculus rectus inferior* entlang, inzwischen dem Muskel zahlreiche Äste gebend. Nachdem er den *Musculus rectus inferior* verlassen hat, gibt er einen ziemlich dicken Ast an den *Musculus obliquus inferior* ab, der an der unteren Oberfläche des Muskels sichtbar in mehrere Äste zerfällt. Die letzte Verzweigung des *Ramus inferior* des *Nervus oculomotorius* liegt im *Musculus rectus medialis*, dem er sich mit parallel-verlaufenden feinen Fasern anschliesst.

Der IV. Gehirnnerv, der *Nervus trochlearis*, zieht ausgehend von der Gränzmulde zwischen Mittelhirn und *Medulla oblongata* an der Oberfläche des Zwischenhirnes entlang. In die *Orbita* tritt er durch seine eigene, 2–3 mm oberhalb der Öffnung des *Nervus opticus* gelegene Öffnung ein und tritt an den *Musculus obliquus superior* heran, wo seine Verzweigungen an der unteren Oberfläche des Muskels deutlich erkennbar zu verfolgen sind (Abb. 1).

Der VI. Gehirnnerv, der *Nervus abducens*, tritt unmittelbar seitlich vom *Nervus oculomotorius* in die *Orbita* ein. Die beiden Öffnungen sind meistens nur durch ein äusserst feines Knochenlamelchen voneinander getrennt, so dass sie den Anschein einer einzigen Öffnung erwecken. Der *Nervus abducens* innerviert den *Musculus rectus lateralis*, den *Musculus quadratus* und den *Musculus pyramidalis*. Nach den Untersuchungen SLONAKER's gibt der *Nervus abducens* des Sperlinges auch Fasern an das *Ganglion ciliare* ab. STRESEMANN (1927) hat diese Angabe für alle Vögel als geltend angegeben. Tatsache aber ist, dass der *Nervus abducens* weder beim Sperling, noch bei irgendwelchen anderen Vögeln Äste an das *Ganglion ciliare* entsendet. Irrig sind auch die Angaben SLONAKER's bezüglich der Verlaufsrichtung des *Nervus abducens*, denen zufolge der VI. Hirnnerv nach seinem Eintritt in den *Musculus rectus lateralis* in diesem endet, ein Nebenast den *Nervus opticus* umgeht, inzwischen Fasern an den *Musculus quadratus* abgibt und im *Musculus pyramidalis* endet. Demgegenüber haben wir bei sämtlichen untersuchten Vögeln folgendes gefunden: Der VI. Hirnnerv zerfällt nach seinem Eintritt in die *Orbita* in zwei Äste, einen unteren und einen oberen. Der untere Ast zieht zum *Musculus pyramidalis* und zerfällt dort in feinere Äste. Der aufwärts strebende Ast zerfällt nach einer kurzen Strecke ebenfalls in zwei Äste, deren einer zum *Musculus rectus externus*, und der andere, bogenförmig neben dem *Nervus opticus* verlaufend,



zum *Musculus quadratus* zieht und an dessen Oberfläche in auch makroskopisch wahrnehmbare Äste zerfällt. Die in den *Musculus rectus lateralis* eintretenden Äste sind dünn und mit freiem Auge kaum wahrnehmbar, an der Oberfläche des *Musculus quadratus* aber gut zu verfolgen. (Abb. 2).

Vom *Trigeminus* tritt nur der *Ramus ophthalmicus* in die *Orbita* durch eine Öffnung, lateral vom *Foramen oculomotorii*. Er verläuft seitlich vom *Nervus opticus* vor dem *Musculus rectus lateralis* und *Musculus rectus superior*, zieht dann eine Strecke lang auf dem *Musculus quadratus* und verlässt die *Orbita* am oberen medialen Teile des Auges, unterhalb des *Musculus obliquus superior* hindurchtretend. Sichtbare Äste an die Augenmuskeln gibt er nicht ab. Einen in Dicke und Länge bei den verschiedenen Arten stark variierenden Ast sendet er zu dem aus dem *Ganglion ciliare* austretenden *Nervus ciliaris crassus*, einen anderen vor seinem Austritt aus der *Orbita* zu der HARDER'schen Drüse, aber keinen an die Augenmuskeln. Ältere Untersuchungen haben hinsichtlich der Augenmuskeln der Vögel den Gedanken aufkommen lassen, dass die in ihnen verlaufenden sensiblen Nervelemente eventuell vom *Trigeminus* stammen könnten. Ein grosser Teil der neueren Untersuchungen verwirft diesen Gedanken, obwohl die Möglichkeit einer Verbindung mit den Gehirnnerven keineswegs von der Hand zu weisen ist (WOLLARD, 1931).

Die Innervierungsverhältnisse zeigen bei den einzelnen Vogelarten keine wesentlichen Unterschiede. Je nach der Lage, Grösse bzw. Dicke des *Bulbus* können die Nerven möglicherweise dicker oder dünner, kürzer oder länger sein, aber der Ort ihres Eintrittes in den Muskel, die Anordnung ihrer Haupt- und Nebenäste sind annähernd die gleichen.

Nach der Gestalt der eintretenden Nervenstämme können die Augenmuskeln in zwei Gruppen geteilt werden; in die erste gehören der *Musculus obliquus superior*, der *Musculus obliquus inferior*, der *Musculus rectus superior* und der *Musculus pyramidalis*. Der diese innervierende Nerv tritt mit einem Stamm an den Muskel heran, der makroskopisch gut sichtbar und sogar auch nach seinem Eintritt noch ein kurzes Stück mit freiem Auge zu verfolgen ist. Die eintretenden Stämme sind sehr verschiedenen Durchmessers, was aber natürlich ist. Die Dicke des Stammes ist immer proportional der Grösse bzw. dem Entwicklungsgrad des *Bulbus* und der Augenmuskeln. Beim Truthahn erreicht der in den *Musculus obliquus* tretende Stamm einen Durchmesser von 1200  $\mu$ , bei Taube, Huhn, Perlhuhn, Reiher und Eule schwanken die Werte zwischen 600–800  $\mu$ . Die geringste Dicke hat der Nervenstamm des *Musculus rectus superior*, die beim Huhn 245  $\mu$  und bei der Taube insgesamt 186  $\mu$  beträgt. Der eintretende Nervenstamm verzweigt sich sofort in den Muskeln. Beim *Musculus rectus superior* zerfällt er in zwei starke, gleich dicke Nebenzweige, während bei den *Musculi obliqui* aus dem eintretenden Hauptstamm nacheinander mehrere Nebenzweige abzweigen. Ein starker Nebenast aber behält lange Strecke seine Eintrittsrichtung bei. Schliesslich teilt auch dieser sich in zwei Nebenäste, die dann in nahezu gleich dicke Nebenäste zerfallen. Der Verlauf der Nebenäste ist mehr oder minder parallel. Interessant ist ihre Eigenschaft, während ihres Verlaufes auch solche Äste zu entsenden, denen sie sich später wieder anschliessen.

In die zweite Gruppe gehört der *Musculus rectus inferior*, der *Musculus rectus medialis*, der *Musculus rectus lateralis* und der *Musculus quadratus*. Hier besteht eine Abweichung gegenüber der ersten Gruppe insofern, als hier der Nervenstamm

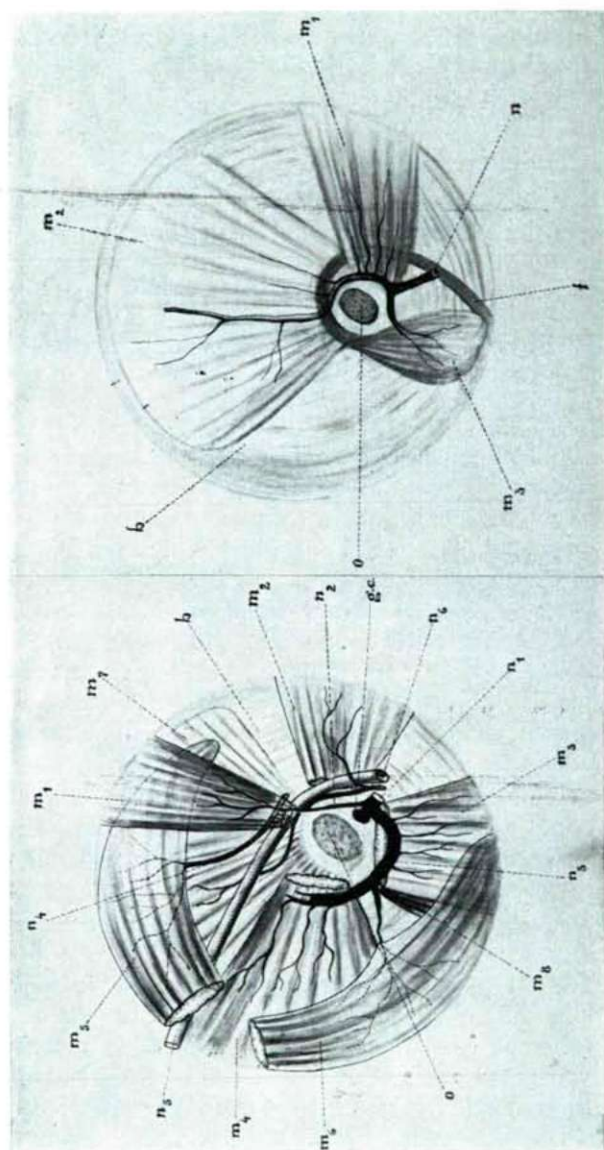


Abb. 1. Anatomie und Innervierung der Augenmuskeln, m<sub>1</sub>-musculus rectus superior, m<sub>2</sub>-musculus rectus lateralis, m<sub>3</sub>-musculus rectus inferior, m<sub>4</sub>-musculus rectus medialis, m<sub>5</sub>-musculus obliquus superior, m<sub>6</sub>-musculus obliquus inferior, m<sub>7</sub>-musculus quadratus, m<sub>8</sub>-musculus pyramidalis, o-nerveus opticus, b-bulbus, n<sub>1</sub>-nerveus oculomotorius, n<sub>2</sub>-ramus superior nervi oculomotorii, n<sub>3</sub>-ramus inferior nervi oculomotorii, n<sub>4</sub>-nerveus trochlearis, n<sub>5</sub>-nerveus trigeminus, n<sub>6</sub>-nerveus abducens (Schema).  
Abb. 2. Anatomie der Retraktormuskeln und das Gebiet des Nervus abducens. m<sub>1</sub>-musculus rectus lateralis, m<sub>2</sub>-musculus quadratus, m<sub>3</sub>-musculus pyramidalis, n-nerveus abducens, o-nerveus opticus, t-Sehne des Pyramidalmuskel, b-bulbus (Schema).



vor dem Muskel einherzieht und aus ihm gleich dicke Nebenzweige in den Muskel eintreten. Der zuletzt eintretende Nerv selbst unterscheidet sich in nichts von den Nebenzweigen. Die Anzahl der mehr oder weniger parallel nebeneinander herziehenden Nebenzweige sind 3–7, ihre Dicke 40–60  $\mu$ . Aus diesen Stämmen treten – ebenso wie in der vorherigen Gruppe – die Seitenäste aus und die verzweigenden Seitenäste bleiben miteinander in Verbindung.

### Die Innervierung der Augenmuskeln

Die quergestreiften Fasern der Augenmuskeln sind äusserst nervenreich. Charakteristisch für alle Vogelaugenmuskeln ist, dass die Seitenastsysteme der Nerven miteinander in Verbindung bleiben (Abb. 3). Die Verbindung wird oft – wie Abbildung 3 veranschaulicht – von aus mehreren Nervenfasern bestehenden Bündeln hergestellt und zwar so, dass das eine Bündel in den benachbarten Nervenstamm eintritt, oder in einem weiter entfernten seinen Weg fortsetzt. Bezüglich derartiger Abzweigungen ist zu betonen, dass es sich dabei meistens nur um einen Platzwechsel, nicht aber um winkliche Verzweigungen handelt. Die Verbindung ist oft nur durch ganz feine Fäserchen hergestellt. Diese sind manchmal marklos, überaus dünn und ihrem Charakter nach, für vegetative Fasern zu halten. (Abb. 4).

Auch die aus den Haupt- und Nebenzweigen abschwenkenden Seitenäste zeigen starke Verzweigung. Hieraus erklärt sich, dass die Nervenversorgung der Muskeln auch peripherwärts eine reichliche ist. Die Nervenäste begleiten auch nach der Abgabe zahlreicher Seitenäste und Formierung vieler motorischer Endlamellen die Muskelfasern weiter und die Nervenfasern hören auch nicht vor der inserierenden Sehne auf. Feine parallel-laufende Nervenfasern sind ganz bis zum Übergang der Muskelfaser in die Sehne zu verfolgen, wo sie allmählich zwischen den Muskelfasern verschwinden (Abb. 5).

Die kleineren und grösseren Seitenäste und Bündel verzweigen in den Muskeln ausserordentlich stark. Die so entstehenden Endastsysteme sind in Falle der Augenmuskeln ganz besonders reich, da diese Muskel flach sind und sich die Nervenfasern so flächenmässig ausbreiten.

Die Nerven der Augenmuskeln haben sehr verschiedene Dicke und unterscheiden sich auch in dem eintretenden Stamm schon voneinander. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 1–2 bzw. 14–18  $\mu$ , beträgt aber gegen die Peripherie nur mehr Bruchteile eines  $\mu$ . Die dünnen Fasern verlaufen gemeinsam mit den dicken, treten aus ihnen mit Seitenästen heraus, ziehen mit diesen bis zu den Endplatten, um dann in ihnen oder etwas von ihnen entfernt zu verschwinden. Die Form ihrer Endigungen festzustellen ist unmöglich. Die Nervenfasern der Augenmuskeln sind – wie allgemein die zentralen Fasern häufig varikös (Abb. 6). Besonders ausgesprochen sahen wir dies an den in die motorischen Endplatten tretenden, und nicht weniger in den einzelnen, oft etwas wellig verlaufenden Fasern. Während ihres Verlaufes lassen die Fasern – wenn auch selten – neurofibrilläre Auflockerungen erkennen (Abb. 7). An Abbildung 7 werden diese zwischengeschalteten neuro-



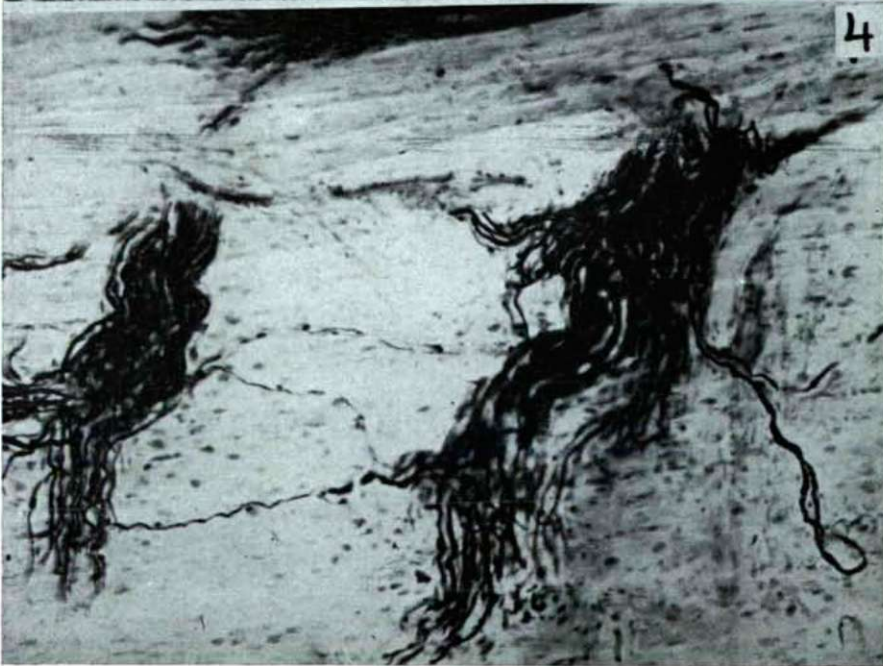
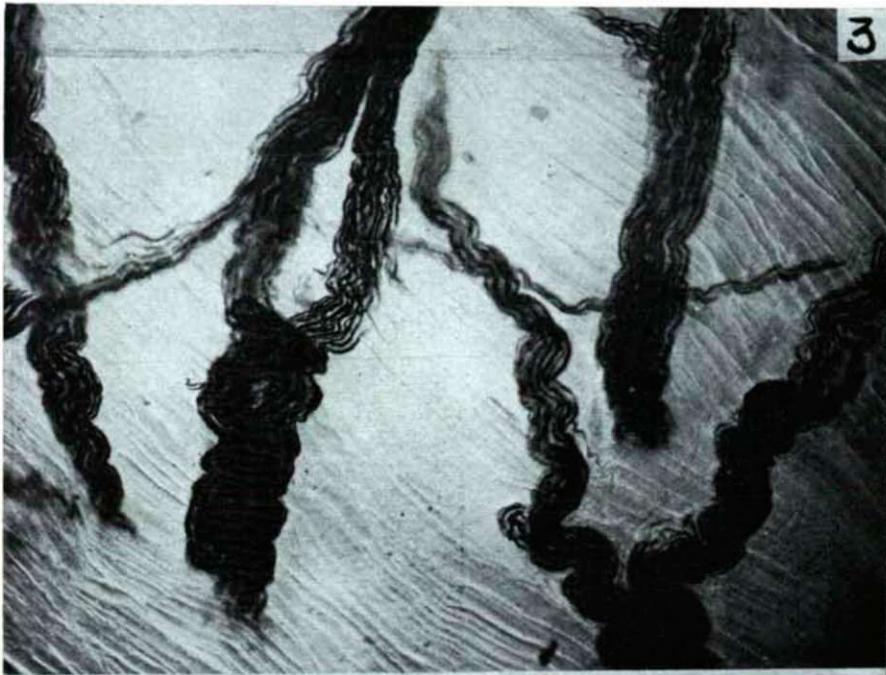
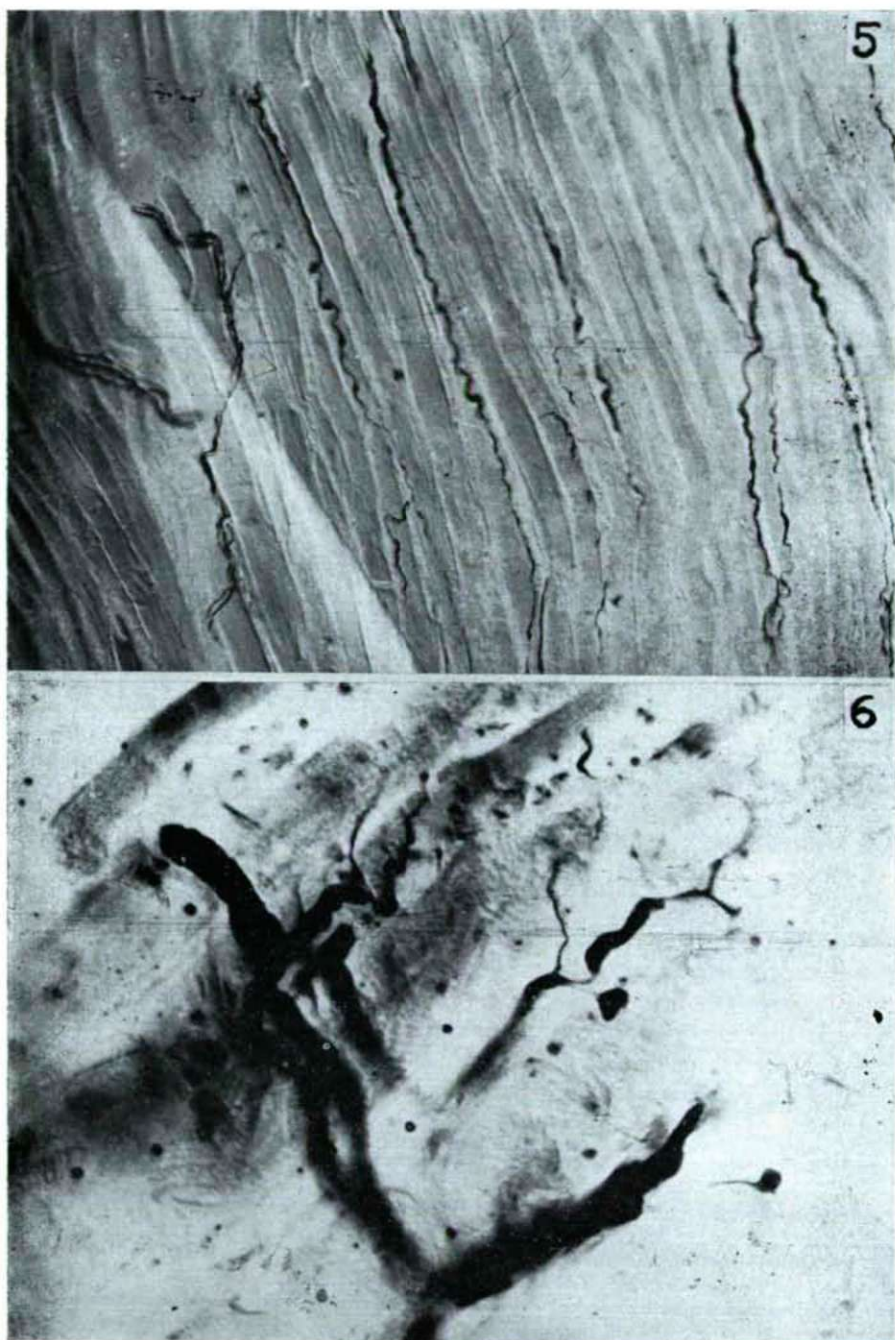


Abb. 3 *Meleagris gallopavo*: *musculus obliquus superior*. Nervenstamm-Verbindungen. BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Mikrophotographie.

Abb. 4. *Gallus domesticus*: *musculus rectus superior*. Dünne Nervenfasern zwischen zwei Nervenstämmen. BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Mikrophotographie.



- Abb. 5. *Anser anser*: *musculus rectus superior*. Viele Nervenfasern nahe der *Insertion*. BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Mikrophotographie.
- Abb. 6. *Meleagris gallopavo*: *musculus obliquus inferior*. Varicosität der motorischen Endplatte. BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Mikrophotographie.



fibrillären Lamellen gut sichtbar und bei manchen auch, dass sie zu Beginn ihrer Endverzweigung in feine neurafibrilläre Geflechte übergehen. Ausserdem zeigt diese Abbildung noch etwas, die plötzliche Kaliberänderung, charakteristisch für die Nervenfasern der Augenmuskeln.

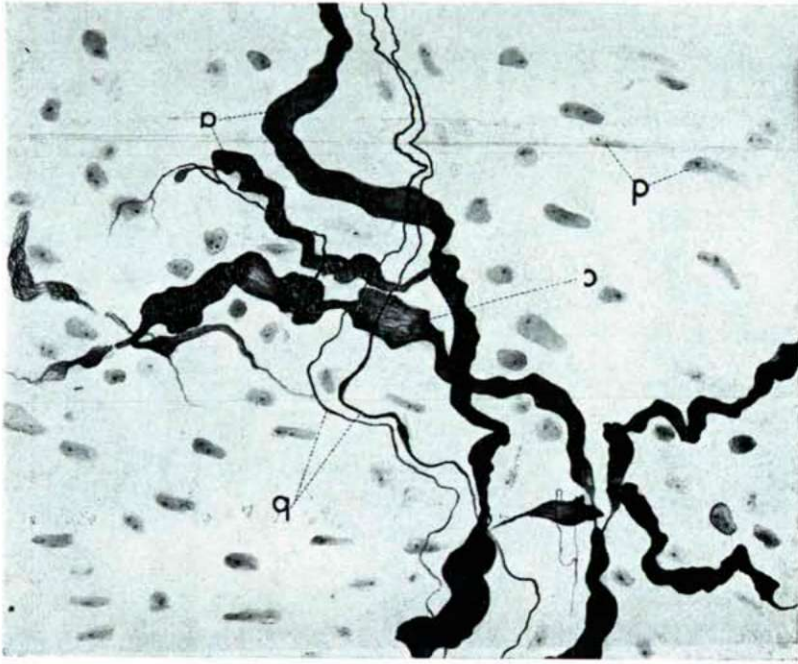


Abb. 7. *Gallus domesticus: musculus obliquus superior*. Verschiedene Nervenfasern in der Innervierung. a-dicke Nervenfasern, b-dünne Nervenfasern, c-Neurofibrillen, d-Muskelkern. BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Vergrösserung 600 $\times$ . Photographisch auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

Obzwar alle Augenmuskeln motorische Endplatten in ansehnlicher Zahl enthalten, sind diese doch besonders zahlreich in den vom *Ramus inferior* innervierten Muskeln, namentlich im *Musculus rectus inferior*, im *Musculus obliquus inferior* und im *M. rectus medialis*. Die Nerven dieser Muskeln zeigen von den übrigen insofern eine Abweichung, als sie weit ausgebildete Endplattensysteme bilden (Abb. 8). Häufig gruppieren sich 7–8 Platten zu einem System. Dies scheint charakteristisch für die Augenmuskeln zu sein, so weit ausgebreitete Endplattensysteme in der Skelettmuskulatur der Vögel sonst nirgends vorkommen. Bezeichnend ist auch die ausserordentliche Grösse der motorischen Endplatten, ihre gute Imprägnierbarkeit, sowie die überaus grosse Zahl ihrer Endigungen, und ihre scharfen Konturen. Charakteristisch ist ferner das Fehlen der üblichen Muskelkerngruppierungen.

An der Gestaltung der Endplatten nehmen manchmal auch fein verlaufende, von den übrigen morphologisch verschiedene Nervenfasern Teil. Diese dünnen Fasern fallen schon zwischen den noch markhaltigen Zentralfasern auf und tragen zur Kompliziertheit der Endplatten bei. Wir sahen solche Faser von der motorischen Endplatte abweichen und in ihrer Nähe verschwinden. Möglicherweise handelt es sich hier um ultraterminale Fasern, die nach CILIMBARIS (1910) bezeich-



Abb. 8. *Meleagris gallopavo: musculus rectus medialis*. Motorisches Endplatten-System. a-Nervenfasern, b-Varicosität, c-Endfaser, d-Endplatte BIELSCHOWSKY-GROS Verfahren. Vergrößerung 900 $\times$ . Photographisch auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

nend für die motorischen Endplatten der Schlangen sind. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass wir es hier mit einer vegetativen Faser zu tun haben.

Nach der Schilderung der allgemeinen Innervierung der Augenmuskeln sind diesbezüglich zwei schwer zu lösende Probleme zu erwägen, nämlich, ob die Augenmuskeln sensible Nervenfasern enthalten und ob das vegetative Nervensystem an der Gestaltung der motorischen Endlamellen mitbeteiligt ist.



### Sensible Fasern

Die Literaturangaben sind in diesem Punkte sehr abweichend. CIPPOLLONE, SCHERRINGTON und BAUM lehnen noch das Vorhandensein sensibler Muskelspindeln in den Augenmuskeln ab (beim Menschen) während STEINITZ schon eine Nervengruppe gewisser Erscheinungsform als Muskelspindel auffasst. HUBER beschreibt verschiedene sensible Nervenendkörper in den Augenmuskeln von Säugetieren, nach CILIMBARIS sind Muskelspindeln in den Augenmuskeln des Schafes, der Ziege und des Wildschweines vorhanden. WOLLARD (1931) und WOLTER (1952) haben sich ebenfalls mit der Frage der sensiblen Fasern beschäftigt. Beide sind der Ansicht, dass an die Augenmuskeln der Säugetiere und des Menschen sensible Nervenfasern wohl herantreten, über ihren Ursprung aber gehen ihren Meinungen auseinander. WOLLARD nimmt an, dass sie vom *Trigeminus* stammen, während WOLTER ihren Ursprung im *Okulomotorius* vermutet. Übrigens haben die Untersuchungen von SCHERRINGTON (1918), CORBIN-HARRISON (1942), COOPERS-DANICH (1949) und SZENTÁGOTHAÏ (1944, 1952) auch physiologisch das Vorhandensein sensibler Nervenfasern in den Augenmuskeln bewiesen. Heute ist das Problem schon nicht mehr Vorhandensein sensibler Fasern, sondern ihr morphologischer Nachweis. Einige Forscher (HUBER, DOGIEL, SCHERRINGTON, TOSER, WOLLARD) halten die in den die Augenmuskeln versorgenden Stämmen ziehenden dünnen, marklosen Fasern für sensible Elemente. WOLLARD (1931) sieht auch bereits als erwiesen an, dass diese dünnen Fasern die am kraniellen Abschnitt des *Tractus mesencephalicus* des *Trigeminus* entspringenden sensiblen Fasern sind. BOEKE hält gleichzeitig dieselben Fasern, auf morphologischer und experimenteller Grundlage, für sympathische Fasern. WOLTER (1952) teilt sogar die dünnen Fasern auf Grund ihrer Endigungen in sympathische und parasympathische, sucht aber gleichzeitig auch nach sensiblen Nervenendigungen. Es ist ihm auch gelungen, in den Augenmuskeln des Menschen als Endigungen einiger markhaltigen dicke Nervenfasern im interstitiellen Bindegewebe viererlei sensible Endigungsformen nachzuweisen.

Die Entscheidung der Frage erschwert der Umstand, dass es sich um in ein und demselben Nervenstamm verlaufende sensible und motorische Fasern handelt, die morphologisch sehr schwer voneinander zu unterscheiden sind. Im Falle der Augenmuskeln ist nämlich nicht von einer dünnen Membran die Rede, wo in einem gut gelungenen Präparate die Nervenfasern ganz bis zu ihrer Endigungsstelle zu verfolgen ist. Es besteht kein Zweifel, dass die Endigungsstelle, und zwar hauptsächlich die Form der Endigung, die einzige morphologische Basis ist, mit Hilfe derer diese Frage einer Klärung zugeführt werden kann. Auf Grund unserer mikroskopischen Untersuchungen können wir die sensiblen Fasern auch in den Augenmuskeln der Vögel feststellen. Dies beweisen die sensiblen Endigungen, deren Anwesenheit auch von phylogenetischem Standpunkt interessant und hinsichtlich der Erklärung der Augenreflexe geradezu wichtig ist. Drei Formen dieser sensiblen Endigungen haben wir gefunden, die strukturell von denjenigen Endigungsformen abweichen, die in der Fachliteratur in Bezug auf die Augenmuskeln der Säugetiere und des Menschen veröffentlicht sind. Von diesen drei sensiblen Endigungen handelt es sich bei der einen um eine sensible Lamelle, bei der anderen um eine sensible Spindel und bei der dritten um ein sensibles Knäuel.

Die sensiblen Lamellen sind meist blattförmige Gebilde verschiedener Ausdehnung (Abb. 9).

Die sensiblen Spindeln stellen spindelförmige, zwischen den Muskelfasern des Bindegewebes liegende Nervenendigungen dar. Manchmal findet sich zu beiden Seiten der Muskelfaser je eine Spindel, die in diesem Falle durch ein feines Ästchen miteinander verbunden sein können (Abb. 10). Die sensiblen Knäuel sind knäuelartige Gebilde, die besonders in dem die Muskelfasern umgebenden Bindegewebe liegen (Abb. 11). An der Gestaltung des Knäuels pflegen gewöhnlich, wie Abb. 14 zeigt, mehrere Fasern teilzunehmen. Diese Fasern, die dick und sensiblen Charakters sind, ziehen eine Strecke lang wellenförmig, aber doch mehr oder weniger parallel, um dann regelrecht aufgewickelt, ein lockeres Knäuel zu bilden. Bei diesem Knäuel handelt es sich zweifellos um ein sensibles Endorgan, das sich aber nicht vollkommen geschlossen ist, da ultraterminale Fasern es mit anderen ähnlichen Endkörpern verbinden können. Diese Verbindung erweist sich als ein zweifacher und zwar so, dass ein Teil der verbindenden Fasern dem Knäuel selbst, und ein anderer dem zum Knäuel ziehenden Fasernbündel entspringt.

Beim Übergang des Muskels in die Sehne haben wir mehrere dünne Fasern, aber die in der Literatur beschriebenen palissaden Endigungen, die ebenfalls für sensible Endigungen gehalten werden (SAS-SCHÁB 1952), bei den Vogelaugenmuskeln nicht gefunden.

### Vegetative Fasern

Wie oben erwähnt, vertritt ein ansehnlicher Teil der Forscher den Standpunkt, dass die in den Skelett- und Augenmuskeln verlaufenden dünnen Fasern dem vegetativen Nervensystem angehören (MEYLING 1964), während andere sie für sensible Fasern halten. Da die Frage auf morphologischer Grundlage nicht zu lösen ist, versuchte BOEKE experimentell eine Entscheidung herbeizuführen. Er durchschnitt bei Katzen den *Nervus trochlearis*, den Nerven des *Musculus obliquus superior*, worauf es zur Degeneration der motorischen Lamellen kam, aber auch intakte Fasern und Endigungen zurückblieben, die nach BOEKE dem sympathischen Nervensystem angehören.

Auch PERRONCITO und MOSSO vertreten die Ansicht, dass alle quergestreiften Muskelfasern zweifache Innervierung haben. Die cerebrospinalen Fasern bewirken eine schnelle Kontraktion, während die Fasern des autonomen Systems den Muskeltonus aufrechterhalten. DE BOER machte aber an Fröschen und Katzen die experimentelle Feststellung, dass die Muskeln ihren Tonus verlieren wenn – bei intakten Cerebrospinalnerven – die *Rami communicantes* durchschnitten werden. MÜLLER (1920) und LANGLEY (1922) halten die Rolle des *Sympathicus* bei der Innervierung der quergestreiften Muskulatur für zweifelhaft. Übrigens haben manche der späteren Untersucher die Angaben von BOEKE und BOER nicht bestätigen können, so dass die Frage bis auf den heutigen Tag unentschieden blieb.

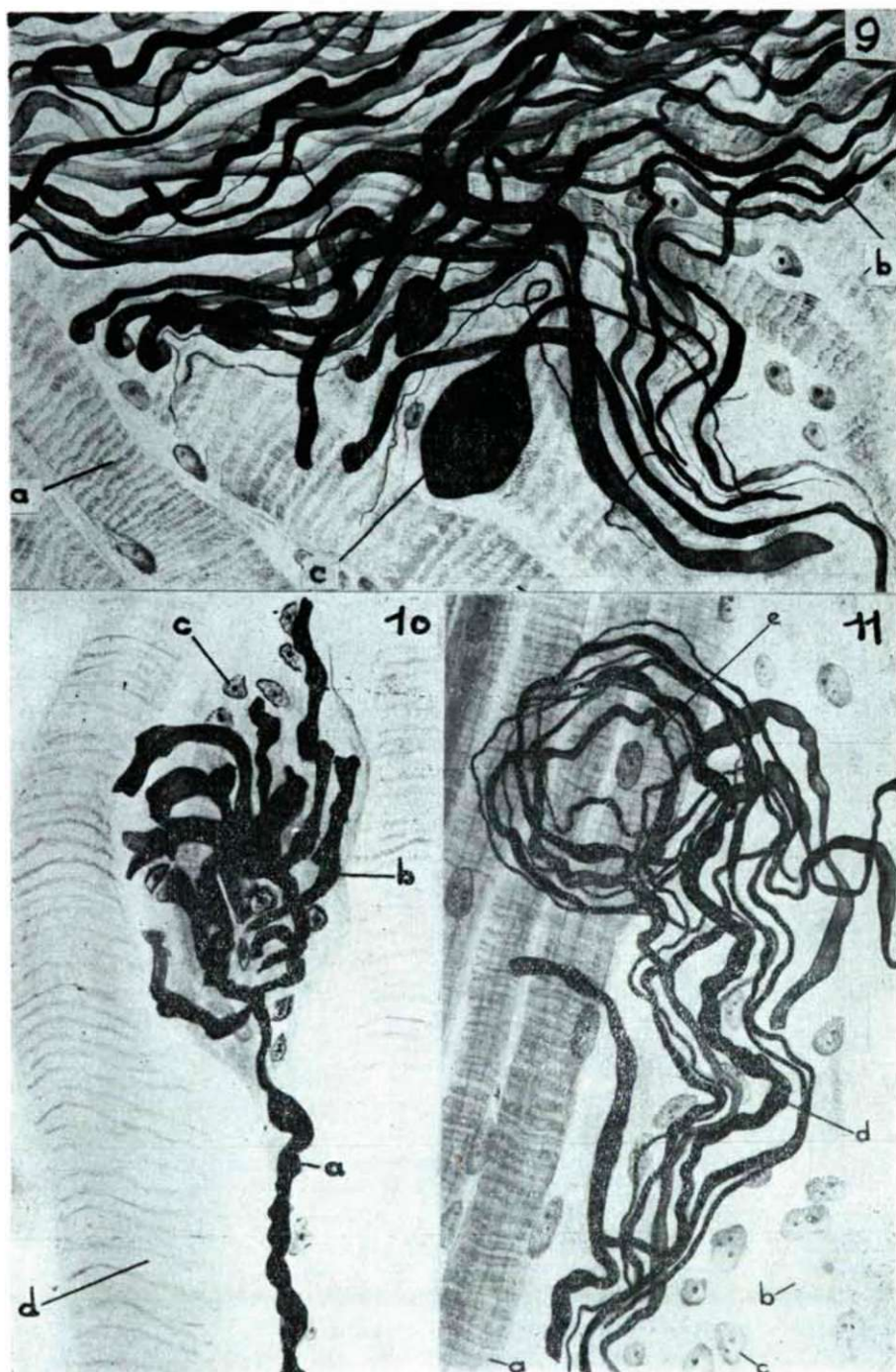
Abb. 9. *Meleagris gallopavo: musculus rectus lateralis*. Sensorische Endplatte. a-Muskelfaser,

b-Nervenfaser, c-Endplatte. BIELSCHOWSKY-Gros Verfahren. Vergrößerung 600×.

Abb. 10. *Meleagris gallopavo: musculus quadratus*. Muskelspindel. a-Muskelfaser, b-Nervenfaser, c-Bindegewebszellkern. BIELSCHOWSKY-Gros Verfahren. Vergrößerung 400×.

Abb. 11. *Meleagris gallopavo: musculus obliquus superior*. Sensorische Knäuel. a-Muskelfaser, b-Bindegewebe, c-Bindegewebszellkern, d-Nervenfaser, e-Knäuel. BIELSCHOWSKY-Gros Verfahren. Vergrößerung 600×.





Diesbezüglich können wir in Kenntnis der Innervierung der Vogelaugenmuskeln festlegen, dass es kein einziges gut imprägniertes Präparat gibt, in dem neben den ein starkes Netz bildenden Blutgefässen nicht ein aus ausschliesslich feinen Fasern bestehender vegetativer Stamm, oder eine einzelne vegetative Faser verlief. Besonders reich ist das Kapillarnetz im *Musculus rectus superior* und im *Musculus quadratus*. Neben dem Nervenstamm tritt auch die Hauptblutader in den Muskel ein, welche ebenso wie das umgebende Bindegewebe, reichlich mit vegetativen Ästen versehen ist. Typisch vegetative Stämme fanden wir auch in einem Schnitte aus dem *Musculus rectus medialis* des Truthahn, der eine Dicke von 120  $\mu$  erreichte. Dieser Stamm verläuft aber nicht zwischen den Muskelfasern, sondern quer gegen deren Längachse gerichtet. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass er keine Verbindung mit den Muskelfasern hat, sondern die Nerven für die Blutgefässe des den Muskel umgebenden Bindegewebes liefert. Das Vorhandensein vegetativer Fasern in den Augenmuskeln scheint eine leichtere Frage zu sein als die Beweisführung der sensiblen Fasern, da hier auch mit morphologischen Unterschieden gerechnet werden kann. Die vegetative Faser hat nur *Neurilemm*, so ist die vegetative Faser von viel kleinerem Durchmesser und es unterscheiden sich auch Verlauf und Verzweigung von den zentralen Fasern. Diese morphologischen Verschiedenheiten sind aber nicht ausreichend, um so weniger, als die Endigungsformen der vegetativen Fasern unbekannt sind. Erschwert wird die Frage noch dadurch, dass es auch unter den vegetativen Fasern markhaltige gibt. Ausserdem können auch die zentralen Fasern so weitgehend verjüngt sein wie die vegetativen und diesen auch in Verlauf und Verzweigungen ähnlich sein. Nebenbei darf nicht vergessen werden, dass es sich betreffs der Endigungen sowohl bei den sympathischen, wie auch bei den zentralen Fasern um blosse Achsenfäden (Axon) handelt. Nach strenger Erwägung der an Hand der zahlreichen untersuchten Präparate angeführten Gesichtspunkte will es uns scheinen, dass an der Innervierung der Augenmuskeln das vegetative Nervensystem nur insofern teilnimmt, als es die erforderlichen vasomotorischen Fasern für die Blutgefässe liefert. Betreffs der ganz feinen dünnen Fasern in Nähe der motorischen Endigungen können wir auf Grund unserer bisherigen Untersuchungen noch nicht endgültig Stellung nehmen.

Um entscheiden zu können, ob mit den zentralen Stämmen auch sympathische Fasern in die Augenmuskeln gelangen und ob die verbindenden Fasern der einzelnen Stämme tatsächlich dem vegetativen System angehören, müssten Nervendurchtrennungen vorgenommen werden bzw. die nach Ausschaltung der zentralen Kerne in Erscheinung tretenden Nervendegenerationen verfolgt werden.

### Das Ganglion ciliare

Im hinteren Teile der Augenhöhle, zwischen dem Sehnerven und dem äusseren Augenmuskel befindet sich — in den Verlauf des *Nervus oculomotorius* eingeschaltet — das *Ganglion ciliare*, das mit seinem komplizierten Bau und seiner in vieler Beziehung noch unbekannten Struktur die Aufmerksamkeit der Forscher schon sehr lange auf sich gezogen hat. Anatomisch gesehen liegt es unseren Untersuchungen zufolge bei den Vögeln immer auf dem *Ramus inferior*. Unrichtig ist das auch von STRESEMANN übernommene Bild SLONAKER's (*Passer*



*domesticus*), an dem das *Ganglion ciliare* am *Ramus superior* eingezeichnet ist. Form und Grösse des Ganglions weisen bei den von uns untersuchten Arten bedeutende Unterschiede auf, aber seine Lokalisation ist stets die gleiche und zwar am *Ramus inferior* oder unmittelbar nach der Abzweigung des *N. oculomotorius* bzw. einige Millimeter abwärts. Die relative Grösse und Form der Ganglien, die Zahl und Anordnung der austretenden postganglionären Fasern zeigen bei den untersuchten Arten bedeutende Unterschiede (Abb. 12, 13, 14).

Die Unterschiede machen sich in erster Linie in der relativen Grösse bemerkbar. Diese tritt in der folgenden Tabelle deutlich zutage, wo der Längen- und Breitendurchschnitt des Ganglions mit dem breitesten Durchmesser des *Bulbus* verglichen ist.

Diese Befunde sind besonders interessant, da sie — obzwar sie in Ermangelung physiologischer Daten nur hypothetischer Natur sind — deutlich zeigen, dass Umgebung und Lebensweise auch auf das kleinste Ganglion des Organismus von entscheidendem Einfluss sind.

Am grössten ist die Verhältniszahl, d. h. am kleinsten sind die Ganglien der Hausgans und der Ente und des *Limosa* genus. Die Gans und Ente benötigen weder grosser Aufmerksamkeit, noch eines starken Gesichtsinnes, um die ihnen vorgestreute Nahrung aufzupicken. In der letzten Phase ihres Lebens werden sie zumeist gemästet. Die Uferschnepfen (*Limosa*) beschaffen sich mit Hilfe ihres feinfühligsten Schnabels ihre Nahrung aus dem Wasser.

Das relativ grösste *Ganglion ciliare* haben die *Charadrius alexandrinus*, *Glareola pratincola* und *Phasianus colchicus* und ausserdem alle untersuchten Vertreter der Passeres-Ordnung. Betrachten wir die Lebensweise dieser Tiere, so handelt es sich bei allen um lebhaft bewegliche, flinke, aufgeweckte Vögel, bei deren Nahrungsbeschaffung das Auge eine grosse Rolle spielt. Einige von ihnen ergreifen die Insekten im Fluge, und die wilde Lebensweise bringt es mit sich, dass bei der Verteidigung gegen den Feind und bei allen Momenten der Selbst- und Arterhaltung ein scharfes Auge unerlässlich ist. Betrachten wir die relative Grösse des Ganglions, ohne es in Beziehung zum Auge zu stellen, so ist dies am grössten bei den *Larus argenteus*, *Buteo buteo*, am kleinsten dagegen bei den Papageien.

Die Form des *Ganglion ciliare* ist eine sehr vielgestaltige. Manchmal ist es ganz mit dem *Ramus inferior* verschmolzen (Abb. 13, 14 № 39, 47, 55, 60), in der Regel aber gewöhnlich kürzer (Abb. 12, 13, 14 № 1, 14, 19, 20, 28, 53) oder länger (Abb. 12, 13 № 14, 17, 18, 38), mit, oder ohne einen Halsteil (Abb. 12, 13, 14 № 3, 7, 8, 9, 13, 21, 56) demselben verbunden. In bestimmten Fällen entbehrt das Ganglion jeglichen Ganglion-Charakters und erscheint dann als ein Ast des *Oculomotorius Ramus inferior* (Abb. 13, 14 № 25, 26, 33, 49, 50). Auch die ihm entspringenden postganglionären Fasern gestalten sich sehr verschieden, auch zahlenmässig bestehen grosse Abweichungen. Übereinstimmend ist bei fast allen, dass sie in der Nähe des *Nervus opticus* durch die *Sklera* hindurch, ganz selten in einem Bündel, zu den inneren Organen des Augapfels treten (Abb. 12, 13, 14 № 14, 15, 29, 31, 39, 47). Im allgemeinen erreichen sie die Bulbusschichten durch mehrere Öffnungen. Das durch die gegen den *Musculus rectus inferior* gelegene Öffnung eintretende Fasernbündel ist gewöhnlich dick (*Nervus crassus*, HOLTZMANN, 1896) und diesem Aste pflegt sich ein mehr oder minder langer, äusserst feiner Ast des *Nervus trigeminus* an-

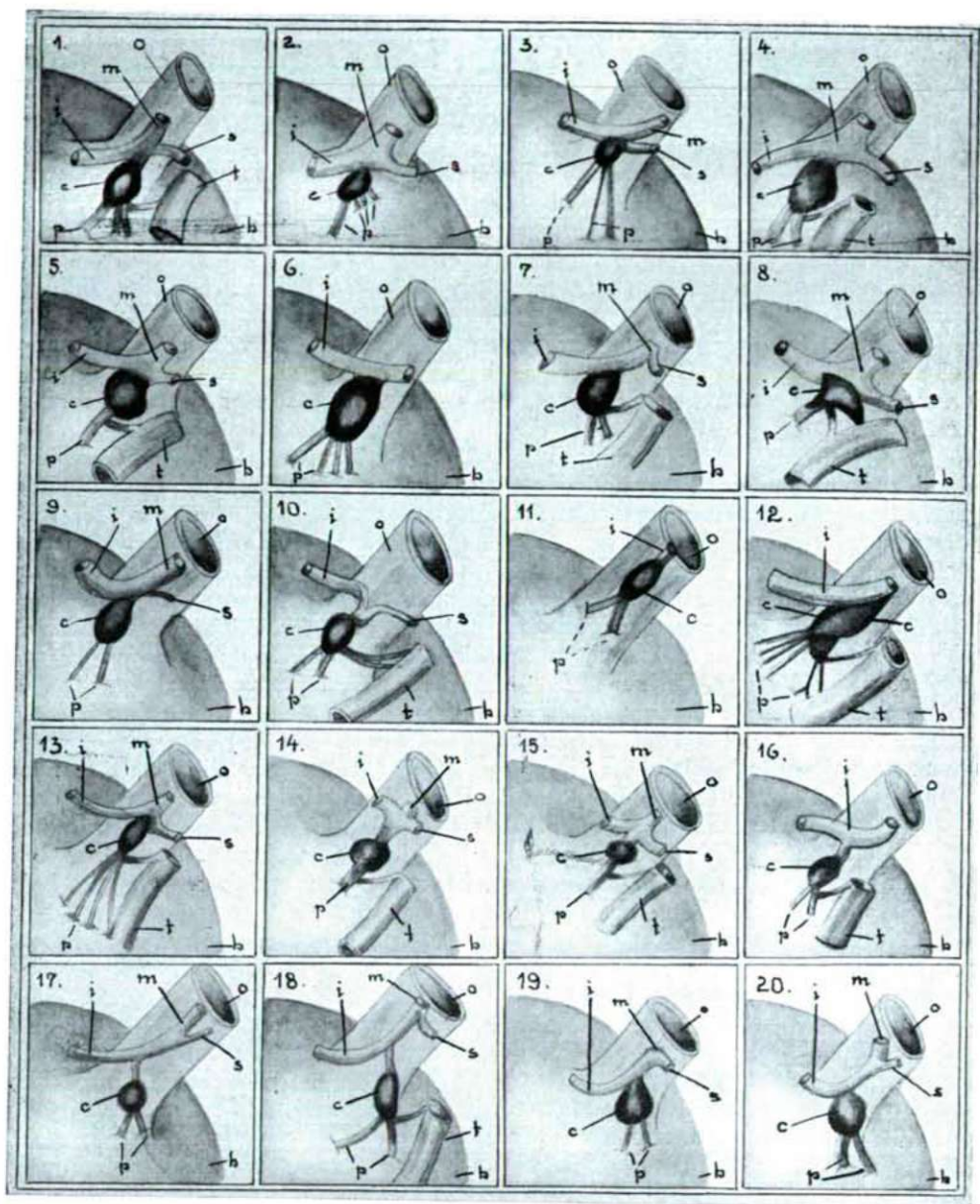


Abb. 12. Anatomie des Ganglion ciliare der Vögel. c-ganglion ciliare, o-nervus opticus, b-bulbus, m-nervus oculomotorius, i-ramus inferior nervi oculomotorii, s-ramus superior nervi oculomotorii, p-postganglionäre Fasern, t-nervus trigeminus. 1. *Gallus domesticus*, 2. *Gallus domesticus* (zwei Tage alt), 3. *Numida meleagris*, 4. *Meleagris gallopavo*, 5. *Meleagris gallopavo* (zwei Tage alt), 6. *Phasianus colchicus*, 7. *Streptopelia decaocto*, 8. *Turtur turtur*, 9. *Columba livia domestica*, 10. *Hydrochelidon nigra*, 11. *Larus ridibundus*, 12. *Larus argentatus*, 13. *Limosa limosa*, 14. *Totanus glareola*, 15. *Gallinago gallinago*, 16. *Pavoncella pugnax*, 17. *Charadrius alexandrinus*, 18. *Glareola pratincola*, 19. *Gallinula chloropus*, 20. *Rallus aquaticus*.



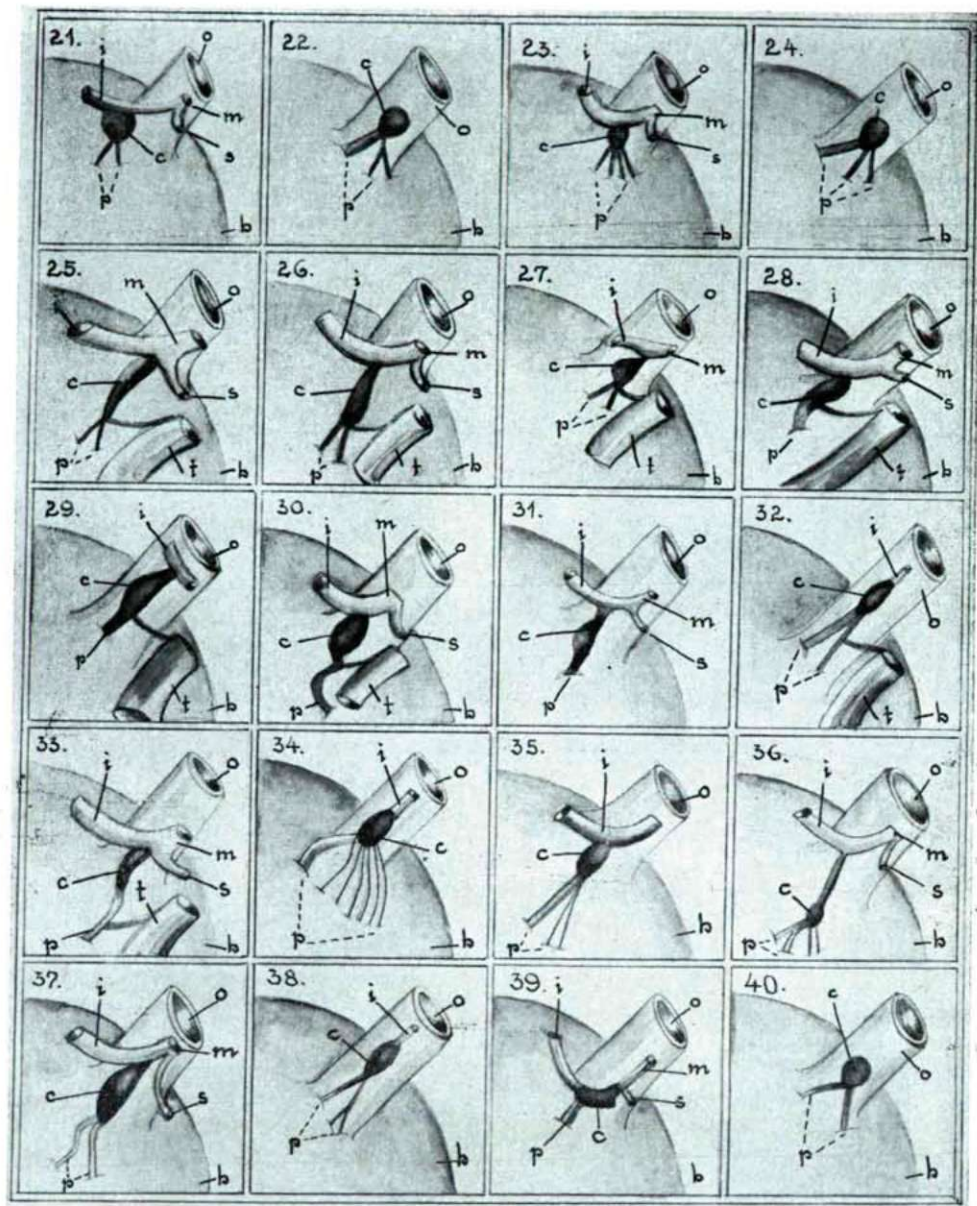


Abb. 13. Anatomie des Ganglion ciliare der Vögel. c-ganglion ciliare, o-nervus opticus, b-bulbus, m-nervus oculomotorius, i-ramus inferior nervi oculomotorii, p-postganglionäre Fasern, t-nervus trigeminus, 21. *Limosa lapponica*, 22. *Strigina alpina*, 23. *Tringa subarquata*, 24. *Vanellus vanellus*, 25. *Anser anser*, 26. *Anas anas*, 27. *Anas anas* (zwei Tage alt), 28. *Anas boschas*, 29. *Anser albifrons*, 30. *Nyroca nyroca*, 31. *Anas crecca*, 32. *Anser jabalis*, 33. *Mergus merganser*, 34. *Ardea cinerea*, 35. *Platalea leucorodia*, 36. *Garzetta garzetta*, 37. *Colymbus arcticus*, 38. *Podiceps fluvialilis*, 39. *Podiceps nigricollis*, 40. *Podiceps cristatus*.

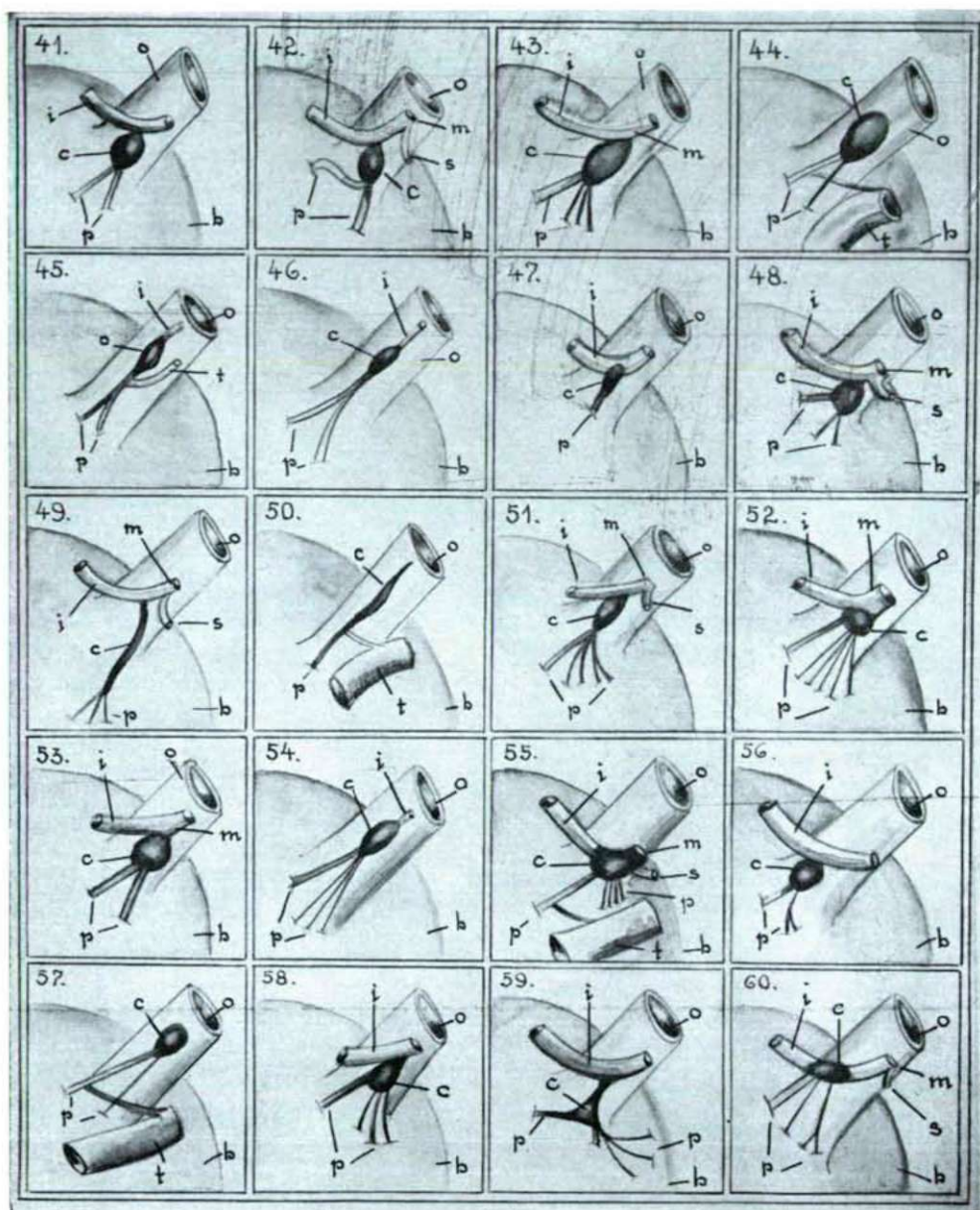


Abb. 14. Anatomie des Ganglion ciliare der Vögel. c-ganglion ciliare, o-nervus opticus, b-bulbus, m-nervus oculomotorius, i-ramus inferior nervi oculomotorii, s-ramus superior nervi oculomotorii, p-postganglionäre Fasern, t-nervus trigeminus. 41. *Circus macrourus*, 42. *Falco tinnuculus*, 43. *Buteo ferox*, 44. *Buteo buteo*, 45. *Asio otus*, 46. *Syrnium aluco*, 47. *Melopsittacus undulatus*, 48. *Alcedo ispida*, 49. *Dryobates maior*, 50. *Picus viridis*, 51. *Passer domesticus*, 52. *Sturnus vulgaris*, 53. *Colaptes monedula*, 54. *Coccythraustes coccythraustes*, 55. *Turdus merula*, 56. *Carduelis carduelis*, 57. *Alauda arvensis*, 58. *Turdus pilaris*, 59. *Garullus glandarius*, 60. *Riparia riparia*.



Arten	Länge	Breite	Mittelwert	Grösster Durchmesser des Auges	Verhältnisszahl	Reihenfolge
	des Ganglions					
<i>Gallus domesticus</i>	1,4	1,2	1,3	22	16,9	34
„ „ (2 Tage alt)	1	1,2	1,1	15	13,6	24
<i>Numida meleagris</i>	1,4	1,2	1,3	20	15,3	30
<i>Meleagris gallopavo</i>	2,2	1,2	1,7	30	18,2	39
„ „ (2 Tage alt)	1,8	1	1,4	16	11,4	14
<i>Phasianus colchicus</i>	2,4	1,8	2,1	20	9,5	4
<i>Streptopelia decaocto</i>	1,5	1,5	1,5	15	10	6
<i>Turtur turtur</i>	1,1	1,3	1,2	15	12,5	21
<i>Columba livia domestica</i>	1,2	1	1,1	16	14,5	27
<i>Hidrochelidon nigra</i>	1,8	1,2	1,5	17	11,3	13
<i>Larus ridibundus</i>	1,4	0,6	1	16	16	31
<i>Larus argentatus</i>	3,6	2,0	2,8	26	9,2	3
<i>Limosa limosa</i>	0,8	0,6	0,7	24	31,4	60
<i>Totanus glareola</i>	1,2	1	1,1	13	11,8	18
<i>Gallinago gallinago</i>	0,6	0,6	0,6	13,5	22,5	51
<i>Pavoncella pugnax</i>	1,5	1,2	1,35	15	11,1	10
<i>Charadrius alexandrinus</i>	2	1,1	1,55	13	8,3	1
<i>Glareola pratincola</i>	3	0,9	1,95	17	8,7	2
<i>Gallinula chloropus</i>	1,5	1	1,25	12	9,6	5
<i>Rallus aquaticus</i>	0,9	0,9	0,9	12	13,3	22
<i>Limosa lapponica</i>	0,8	0,4	0,6	16	26,6	57
<i>Tringa alpina</i>	0,6	0,5	0,55	10	18,1	38
<i>Tringa subarquata</i>	0,5	0,35	0,42	9	21,6	48
<i>Vanellus vanellus</i>	1,1	0,7	0,9	21	23,3	53
<i>Anser anser</i>	1,6	1	1,3	34	26,1	56
<i>Anas anas</i>	1,2	0,8	1	30	30	59
<i>Anas anas</i> (2 Tage alt)	1,2	0,8	1	18	18	36
<i>Anas boschas</i>	2,2	1,2	1,7	30	17,6	35
<i>Anser albifrons</i>	1,6	1	1,3	28	21,5	47
<i>Nyroca nyroca</i>	2	0,8	1,4	17	12,1	19
<i>Anas crecca</i>	1	0,7	0,85	16	18,8	42
<i>Anser fabalis</i>	1,2	1	1,1	18	16,3	32
<i>Mergus merganser</i>	1,6	0,6	1,1	18	16,3	33
<i>Ardea cinerea</i>	1,8	1,2	1,5	34	22,6	52
<i>Platalea leucorodia</i>	1	0,8	0,9	20	22,2	50
<i>Garzetta garzetta</i>	2,4	0,2	1,3	19	14,6	28
<i>Colymbus arcticus</i>	3	0,8	1,9	20	10,5	7
<i>Podiceps fluviatilis</i>	0,9	0,4	0,65	12	18,4	41
<i>Podiceps nigricollis</i>	0,8	1,2	1	18	18	37
<i>Podiceps cristatus</i>	0,7	0,6	0,65	16	24,6	55
<i>Circus macrurus</i>	1,5	0,8	1,15	25	21,7	49
<i>Falco tinnunculus</i>	1,5	0,6	1,05	21	20	43
<i>Buteo ferox</i>	1,2	0,9	1,05	31	20,9	46

Arten	Länge	Breite	Mittelwert	Grösster Durchmesser des Auges	Verhältniszahl	Reihenfolge
	des Ganglions					
<i>Buteo buteo</i>	2,5	1,2	1,85	38	20,5	44
<i>Asio otus</i>	1,8	0,6	1,2	22	18,2	40
<i>Syrnium aluco</i>	1,8	0,6	1,2	25	20,8	45
<i>Melopsittacus undulatus</i>	0,3	0,2	0,25	7	28	58
<i>Alcedo ispida</i>	0,8	0,8	0,8	11	13,7	23
<i>Dryobates maior</i>	2,2	0,2	1,2	14	11,7	17
<i>Picus viridis</i>	1,1	0,3	0,7	17	24,2	54
<i>Passer domesticus</i>	1,2	0,8	1	14	14	25
<i>Sturnus vulgaris</i>	1,2	1,2	1,2	13	10,8	8
<i>Coloeus monedula</i>	1,5	1,4	1,45	18	12,4	20
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	1	0,6	0,8	12	15	29
<i>Turdus merula</i>	1,4	1,2	1,3	15	11,5	16
<i>Carduelis carduelis</i>	0,6	0,5	0,55	8	14,5	26
<i>Alauda arvensis</i>	0,6	0,3	0,45	5	11,1	11
<i>Turdus pilaris</i>	1,2	1	1,1	12	10,9	9
<i>Garrulus glandarius</i>	2	1,5	1,75	20	11,4	15
<i>Riparia riparia</i>	0,3	1,6	0,95	8,5	11,1	12

zuschliessen. Dieses Fasernbündel vertritt bei den Vögeln der *Nervus ciliaris longus*, der bei den meisten Vögeln zwischen *Sklera* und *Chorioidea* sich der oberen Schicht der *Chorioidea* anschmiegend verläuft. Diese Nerven sind am besten zu beobachten bei der weissen Taube, bei der die *Sklera* so dünn und hell ist, dass die Nerven durchscheinen. An der *Cornea-Sklera*-Grenze treten diese Fasern in die *Cornea* ein. Auf welche Weise die *Iris*, das *Corpus ciliare* und die *Chorioidea* ihre Fasern von diesem Aste erhalten, ist makroskopisch nicht zu entscheiden. STRESEMANN hält auf Grund der Untersuchungen SLONAKER's die sensible und motorische Fasern besitzenden *Nervi ciliares longi* für den *Konstriktor* des *Sphinkter iridis* und des *Musculus ciliaris*.

Der andere Teil der postganglionären Fasern tritt durch die gegen den *Musculus rectus superior* gerichtete obere Öffnung, bzw. Öffnungen, in den *Bulbus* ein. Das, oder die, eintretenden Nervenbündel sind gewöhnlich dünner als die vorherigen (*Nervus minor*, HOLTZMANN, 1896). Aber es kommt auch vor, dass zwei gleich dicke postganglionäre Nerven in den *Bulbus* gehen. Die feinen postganglionären Nerven, deren Zahl beim Reiher (*Ardea cinerea*) am reichhaltigsten war (34), treten durch nebeneinander gelegene Öffnungen in die *Sklera* ein. Diese dünnen postganglionären Nerven, die den *Nervi ciliares breves* der Säugetiere entsprechen, verzweigen in der *Chorioidea*. Bei der weissen Taube sind sie durch die *Sklera* hindurch eine kurze Strecke lang zu verfolgen.

Wie gross auch der Unterschied bzgl. relativer Grösse, Form, sowie Zahl und Lage der postganglionären Fasern des Ganglion ciliare sein mag, bezieht er sich doch nicht auf die Nervenverbindungen. Das *Ganglion ciliare* sämtlicher Vögel hat nur eine *Radix motoria*, die einen parasymphatischen Ast des *Nervus*



*oculomotorius* darstellt. Demnach ist die Benennung SCHWALBE's: „*Ganglion oculomotorii*“ überall und stets gültig. Der sensible Trigeminasast schliesst sich, wie auch an den meisten bisher veröffentlichten Zeichnungen angegeben, den postganglionären Fasern an und zwar, wie schon erwähnt, den Fasern des *Nervus crassus*. Seine eventuelle Verbindung mit einem sympathischen Ast ist sehr zweifelhaft.

Die Nervenverbindungen des *Ganglion ciliare* haben die Forscher äusserst viel beschäftigt. Das *Ganglion ciliare* des Menschen hat – den meisten Untersuchern zufolge – drei Wurzeln: die dem unteren Ast des *Oculomotorius* entspringende *Radix brevis seu motoria*, die vom *Trigeminus* stammende *Radix longa seu sensitiva* und die *Radix sympathica*, die vom *Plexus caroticus internus* in das Ganglion eintritt.

LENHOSSÉK hält den sympathischen Ast auch beim Menschen nicht für konstant. Bei den Säugetieren sind die beim Menschen erwähnten Wurzeln in der Regel vorhanden (APOLANT, 1896; ÓNÓDI 1901; LANGENDORF 1894). Eine Ausnahme bilden nach SZAKÁLL das Pferd und die Katze, bei denen das Ganglion dem unteren Aste des *Oculomotorius* aufsitzt und weder eine *Radix longa*, noch eine *Radix sympathica* hat.

Bei den Vögeln ziehen vor und neben dem *Ganglion ciliare* zahlreiche Arterien. Die zwei zumeist stärkeren Äste umgeben das *Ganglion ciliare* gabelförmig. Das von SLONAKER (1918) mitgeteilte Bild ist im allgemeinen bei allen Vögeln das gleiche. Aus den gabelförmigen sehr dünnen Ästen (die Äste der *Arteria ophthalmica externa*) ziehen dünne Ästchen unterhalb und oberhalb des Ganglions und oft wird auch gut sichtbar, dass einzelne Gefässästchen in das Ganglion eintreten.

Mit der mikroskopischen Untersuchung des *Ganglion ciliare* – abgesehen von den mit einfachen mikrotechnischen Methoden durchgeführten Untersuchungen, SCHWALBE's (1879) und HOLTZMANN's (1896) war LENHOSSÉK (1911) der Erste der bemüht war, mit neurohistologischen Methoden ein Licht in die Struktur dieses überaus interessanten und so zahlreiche Probleme bietenden Organes zu bringen. LENHOSSÉK untersuchte das *Ganglion ciliare* des Huhnes, der Ente, des Truthahns und der Taube mit der CAYAL'schen Methode, indem er den gesamten Inhalt der *Orbita* imprägnierte und nach Paraffineinbettung Serienschritte herstellte. Er gibt in seinen Schilderungen nur die beim Huhn gefundenen Verhältnisse bekannt und zwar, wie er selbst sagt, weil er das Organ bei allen untersuchten Arten gleich fand.

Die Schilderungen LENHOSSÉK's sind im allgemeinen gut und treffend zu nennen. Im übrigen entsprechen seine Angaben über die Struktur des *Ganglion ciliare* im allgemeinen, sowie über die Amphizyten und die Zellformen den Tatsachen. Seine theoretischen Überlegungen sind richtig und seine Schlussfolgerungen stichhaltig. Da er aber seine Bilder aus Serienschritten kombinierte, sind die mikroskopische Struktur bzw. die Nervenendigungen, nicht alle und nicht in jeder Beziehung zutreffend. Wenn sich in den Einzelheiten – wie schon erwähnt – Mängel und fehlerhafte Feststellung bemerkbar machen, so ist die Ursache hierfür in der Unzulänglichkeit der Mittel und in der Einseitigkeit und daher Unvollständigkeit der Methoden zu suchen. An unseren dünnen Schnitten des *Ganglion ciliare* der genannten Vögel, imprägniert nach BIELSCHOWSKY-ÄB-

RAHÁM, können wir mehrere Details zu der ganzen Anatomie und Histologie dieses Organes liefern.

Abbildung 15, die ein Mikrophotogramm des ganzen *Ganglion ciliare* darstellt, lässt oben deutlich den dicken, schwarzgefärbten Ast des *Ramus inferior nervi oculomotorii* erkennen, aus dem feine haarlockenartige Nervenbündel in die Gangliionsubstanz eintreten. Allmählich zerfallen sie zu Fasern, die sich den grossen elliptischen, rundkernigen Nervenzellen anschliessen. Diese Verbindung ist – wie auch an der Aufnahme gut ersichtlich – eine sehr innige, indem die Fasern, die nach ihrer Lage, Herkunft und Verbindungsform präganglionäre Fasern sind, die Zellen im wahrsten Sinne des Wortes umspinnen und ausnahmslos im Innern des Ganglions enden. Die Ganglienzellen sind – wie an sämtlichen Präparaten deutlich zu erkennen ist – im Gegensatz zu den multipolaren Zellen der Mammalien und Menschen (PINES, 1927, PINES-FRIEDMAN 1929, STAMMER 1956, 1965), unipolaren Zellen, an denen dort, wo der dicke Fortsatz entspringt, rund herum auch nach LENHOSSÉK eine Vertiefung erkennen lassen. An diesen Gebieten sind Amphizyten, die die Nervenzellen futteralartig umgeben, in grossen Mengen angehäuft und bilden das von LENHOSSÉK „polarer Kegel“ genannte Gebilde. Ausserhalb dieser Amphizytenhülle befindet sich die Bindegewebshülle, deren Fasern sich aus den Bündeln der das Ganglion umgebenden Bindegewebshülle zusammensetzen. Die Zellfortsätze ziehen zunächst einzeln, dann allmählich in kleinere oder grössere Bündel geordnet, zum anderen Pole des Ganglions, vereinigen sich hier und liefern die in Gestalt eines einheitlichen Stammes erscheinenden *Nervi ciliares breves*, bzw. *Nervi ciliares longi* entsprechenden Bündel. Der Stamm zerfällt später und die Äste treten in der oben schon skizzierten Form und Art in die *Sklera* ein. Die Ausmasse der Zellen sind verschieden, in der Mitte des Ganglions sind sie gewöhnlich grösser und an den Rändern kleiner.

Taube .....	40–45 $\mu$ in der Mitte	30–38 $\mu$ am Rande
Huhn .....	40–50 „	28–32 „
Pute (Truthenne) .....	55–60 „	40–42 „
Eule .....	26–30 „	26–28 „
Ente .....	30–36 „	28–30 „
Gans .....	50–52 „	46–48 „
Perlhuhn .....	32–35 „	30–32 „
Küken .....	28–30 „	26–28 „

Auf, oder neben einer jeden Zelle endet irgendeine Faser des *Ramus inferior nn. oculomotorii*. Abgesehen vom *Ganglion coeliacum* und *stellatum* (ÁBRAHÁM (1940, 1951) den gangränen Lumbalganglien (ÁBRAHÁM 1953) und den oberen Halsganglien der Menschen (BABMINDRA, 1963), kann das *Ganglion ciliare* der Vögel als das einzige vegetative Ganglion angesehen werden, an dem die morphologischen Synapsen ganz einwandfrei und jeden begründbaren Zweifel studiert werden können. Die Ursache hierfür ist, wie bereits angedeutet, dass es sich bei dem *Ganglion ciliare* der Vögel um ein rein oculomotorisches Ganglion handelt, in das weder *Trigeminus*- noch *Sympathicus*äste eintreten und so die Synapsen, bzw. die verschiedenen Formen der präganglionären Endigungen an gut imprägnierten Präparaten ausgezeichnet sichtbar werden und studiert werden



können. Diese präganglionären Endigungen hatte LENHOSSÉK wohl beobachtet und auch in Zeichnungen festgehalten und in folgenden Formen mitgeteilt: 1. Kelchartige Endigungen, 2. polare Geflechte, 3. polare Büschel oder Quastenform und 4. perizelluläre Geflechte.

1. Kelchartige Endigungen nannte LENHOSSÉK diejenigen Endigungsformen, wo die präganglionären Fasern unmittelbar in der Amphizytenhülle in zwei, oder seltener in drei Äste gabelförmig zerfallen und die Äste meridianartig dem entgegengesetzten Pol der Zelle zustreben, ohne ihn aber zu erreichen. Die neben der Zelle verlaufenden Äste verzweigen nicht und der eine von ihnen ist immer stärker als der andere. Die Äste ziehen stets an der Oberfläche der Zelle entlang, es kann aber mitunter zwischen ihnen und der Faser ein kleiner Spalt vorhanden sein, so nehmen die Äste zwischen der Zelle und den Amphizyten Platz. An der Verzweigungsstelle pflegt eine kleine dreieckige Verdickung zu sein, die oft unregelmässig ist, und zwar dann, wenn der ein Ast um vielen dicker ist, als der andere. In solchen Fällen ruht die Verdickung auf dem stärkeren Ast, während der dünne nur den Charakter eines Nebenastes zeigt. LENHOSSÉK sah diese Veränderungsformen zuerst an frisch aus dem Ei geschlüpften Küken in grosser Zahl, fand sie aber später auch an älteren Tieren und erachtete sie deshalb als allgemein charakteristisch für das *Ganglion ciliare* der Vögel.

Die Form der Endigungen aber, die LENHOSSÉK in seinem diesbezüglichen Artikel weit eingehender beschrieb als die obige und die er in seinem „*A sejt és a szövetek*“ (Die Zelle und Gewebe) betitelten Buche als eine besondere Form der Nervenendigungen des Nervengewebes mitteilt und später DE LORENZO (1925) und SZENTÁGOTHAÏ (1954) bestätigen, haben wir trotz sorgfältigster Durchmusterung unserer Präparate weder beim Huhn, noch bei anderen Vögeln finden können. Wir denken hier, dass die Schnitte LENHOSSÉK's wahrscheinlich nicht gut imprägniert waren.

Zufolge unseren Untersuchungen sind die von LENHOSSÉK als kelchförmige Endigungen mitgeteilten Elemente in Wirklichkeit mangelhafte und vereinfachte Formen der perizellulären Körbchen.

2. Der andere Endigungstyp, den LENHOSSÉK für das *Ganglion ciliare* des Huhnes und der Vögel überhaupt bezeichnend hält, ist das polare Geflecht, das seines Erachtens die häufigste Form darstellt. In diesem Falle teilt sich die dicke präganglionäre Faser an der Spitze des an der Austrittsstelle des Zellfortsatzes ausgebreiteten Amphicytenkegels, oder manchmal noch früher, in Äste, die gesondert in den Kegel eintreten. Die Äste stellen nach LENHOSSÉK stets, – im Falle einer jeden einzelnen Nervenfasers die Endfäserchen einer einzigen präganglionären Faser dar, die zumeist gerade, nicht selten aber auch spiralförmig gewunden der Zelle zustrebt.

Auch die Angaben LENHOSSÉK's betreffs der zweiten Endigungsform können wir nicht bestätigen. Die aus unseren Präparaten gewonnenen, niemals kombinierten Bilder sprechen dafür, dass die polaren Geflechte infolge ungenügender Imprägnierung zustandekommende Gebilde sind. Diese Bilder sind nur Teile dessen, was wir weiter oben an Mikrophotogrammen und Zeichnungen dargelegt haben.

3. Der dritte nach LENHOSSÉK zu unterscheidende Endigungstyp der Oculomotoriusfasern ist die quasten- oder troddelartige Endigungsform. Bezeichnend für diese, vornehmlich an Zellen mit einer breiten polaren Mulde in Erscheinung tretende Form ist, dass die aus den Verästelungen der präganglionären Fasern

entstehenden Fasern kein Geflecht bilden, sondern durch den polaren Kegel, parallel laufend, der polaren Vertiefung zustreben und hier enden. Die einzelnen Fasern schliessen sich entweder zugespitzt, oder knotenförmig verbreitert, gesondert der Zelloberfläche an. Es gibt unter den Endigungsformen der Fasern auch solche, die an die HELD-Auerbach'schen Endlamellen erinnern.

Diese Art von Endigungsformen, oder auch nur ihnen ähnliches haben wir ebenfalls nicht finden können. Wir sind der Überzeugung, dass das von LENHOSSÉK mitgeteilte Bild als Folge unrichtiger Auswertung der Teilbilder zustande gekommen sein dürfte. Es ist aber auch vorstellbar, dass die Teilcharakteristika einfach Kunstprodukte sind.

4. Die vierte Endigungsform wäre nach LENHOSSÉK das perizelluläre Geflecht. Hier beschränken sich die Endigungen der aus der Verzweigung der präganglionären Faser entstehenden Endäste nicht auf die Polargegend, sondern umgeben fast einheitlich den gesamten Zellkörper. Bezeichnend für die von dem perizellulären Geflecht umgebenen Zellen ist ihr kleinerer Durchmesser den übrigen Zellen gegenüber, die gleichmässige Entwicklung des Amphizytenmantels und dass die Amphizyten an der Polargegend nicht oder höchstens schwach gruppiert sind. Das perizelluläre Geflecht ist überall gleichmässig entwickelt, dicht und feinfaserig. Es liegt im wesentlichen zwischen den Zellen des Amphizytenmantels; mit der Oberfläche der Zelle stehen nur vereinzelte Fasern in direkter Berührung. Ein eigentlicher Kontakt besteht nicht, sondern nur eine starke Annäherung.

Diese Endigungsform konnte tatsächlich auch in unseren Präparaten nachgewiesen werden. Das perizelluläre Geflecht, das in den vegetativen Ganglien eine ziemlich selten zu findende Endigungsform ist, ist in den ciliaren Ganglien sehr gut und massenhaft anzutreffen. Strukturell stellt es, wie in der Mitte des Mikrophotogrammes (Abb. 15) deutlich ersichtlich, ein ausserordentlich dichtes, feines Nervenfaserngeflecht dar, welches ebenfalls ausserhalb des Amphizytenmantels Platz nimmt und den ganzen Zellkörper vollständig umgibt (Abb. 17). Das Geflecht ist oft so dicht, dass darin die Verzweigung und die Richtung der daraus entstehenden Fasern kaum wahrnehmbar wird. Es gibt aber auch solche lockerer Struktur, wo die Fasern den in die Amphizytenhülle eingeschossenen Zellkörper reifenartig umfassen (Abb. 16, 18). Bei diesen Endigungen — wie an Abb. 18. deutlich zu erkennen, zerfällt die an die Zelle herantretende auffallend dicke Faser in drei starke Äste, die sich teils knieartig zueinanderneigen und dann an das Zellplasma herantretend, reich verzweigen und den Zellkörper vollkommen umgeben. Hier haben wir ein ausserordentlich schönes Beispiel der interneuronalen Synapsen vor uns, wo sozusagen dreiviertel des Zellkörpers fast an allen Punkten mit dem reichen System der meridianwärts ziehenden, und inzwischen Seitenäste abgebenden Endfasern in Berührung stehen kann oder steht. Das Geflecht kann auch anders gestaltet sein, immer aber ist festzustellen, dass es nur aus dem feinen Endästchensystem des Endfasernsystems einer präganglionären Faser zustande kam (Abb. 19).

Perizelluläre Körbchen gibt es, und zwar ziemlich reichlich in *Ganglion ciliare* aller untersuchter Vogelarten (Abb. 20, 21). Diese zwei charakteristischen Endigungsformen der präganglionären Fasern, die in allen ciliaren Ganglien messenhaft verbanden sind, sind nicht als alleistehend und auch nicht als streng voneinander abgegrenzt anzusprechen. Wie allgemein bei den Nervenendigungen, bestehen auch hier Übergänge, vielerlei Verbindungsformen, die neben den zwei



charakteristischen Formen in allen Ganglien in grosser Zahl imprägniert werden. Übrigens werden die auch makroskopisch stark abweichenden Ganglien durch die typischen und Zwischenformen weitgehend gekennzeichnet. Dies ist verständlich, da ja zum grossen Teil die Adaptation auf der Funktion der inneren

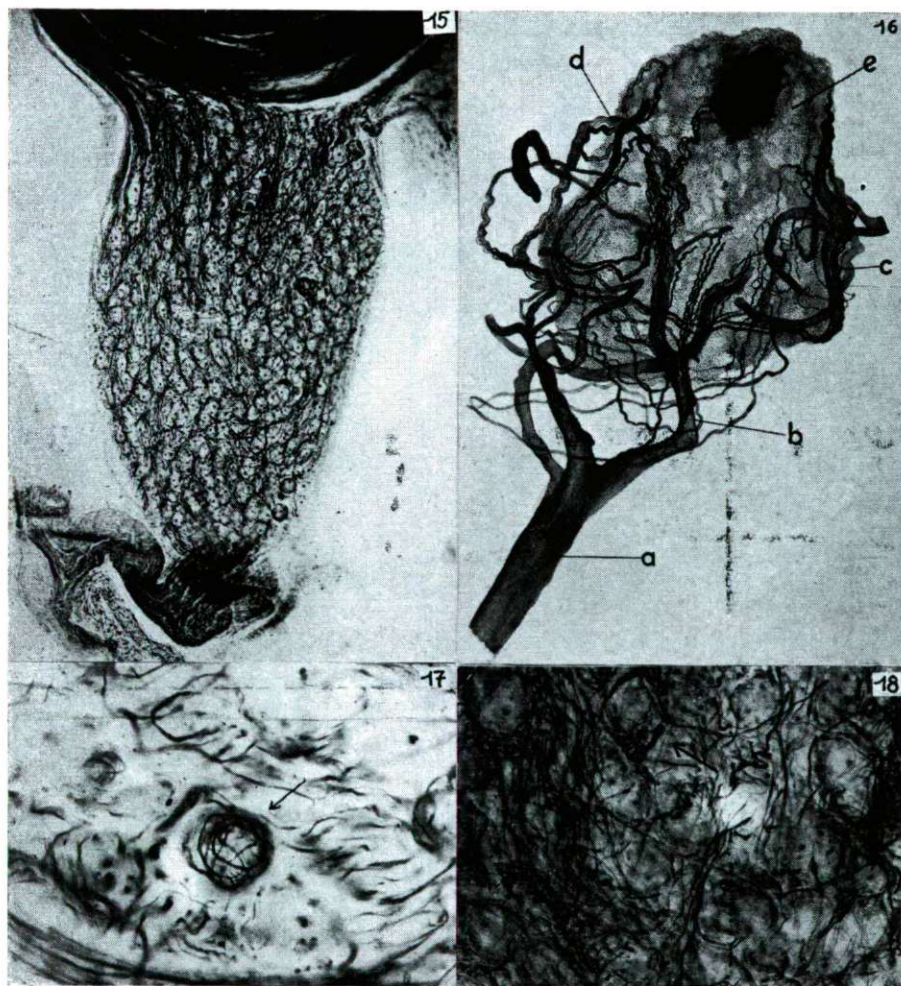


Abb. 15. *Columba livia domestica*: Längsschnitt des Ganglion ciliare. BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁM Verfahren. Mikrophotographie.

Abb. 16. *Buteo buteo*: Pericellular-Korb aus dem Ganglion ciliare, a-preganglionäre Faser, b-Seitenast, c-Endast, d-Neurofibrillen, e-Nervenzelle, BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁM Verfahren. Vergrösserung 900×.

Abb. 17. *Columba livia domestica*: Pericellular-Korb aus dem Ganglion ciliare. BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁM Verfahren. Mikrophotographie.

Abb. 18. *Columba livia domestica*: Pericellular-Plexus aus dem Ganglion ciliare. BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁM Verfahren. Mikrophotographie.



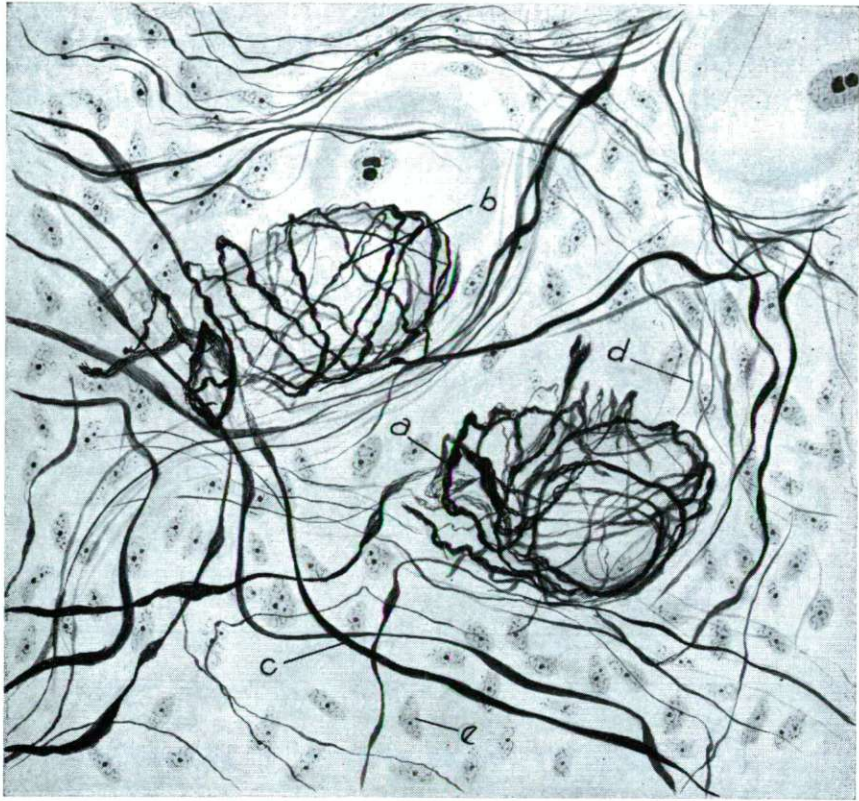


Abb. 19. *Coluba livia domestica*: Zwei Zellen mit pericellular-Plexus aus dem Ganglion ciliare, a-preganglionäre Faser, b-pericellular-Plexus, c-dicke Nerven-faser, d-dünne Nerven-faser, e-Amphicyten. BIELSCHOWSKY—ÁBRAHÁM Verfahren. Vergrößerung 900 $\times$ . Photographisch auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

Augenmuskeln beruht, die wiederum vollkommen von den postganglionären Fasern des Ggl. ciliare gesteuert wird. Hier, im Ganglion ciliare der Vögel, stehen wir den schönsten vegetativen Synapsen gegenüber, die überhaupt irgendwo zu entdecken sind. Dies zu betonen ist wichtig, weil die Lehre von den interneuralen Synapsen, die in physiologischer Beziehung von LANGLEY erwiesen wurden, für das vegetative Nervensystem ihre beste morphologische Grundlage erhält.

Zu betonen ist ferner, dass neben den perizellulären Korbchen und dem perizellulären Geflecht in der Ganglionssubstanz auch freie Knäuel in ansehnlicher Menge vorkommen, die mit keinerlei Nervenzellen in Kontakt stehen (Abb. 22, 23). Diese Knäuel sind, wie an dem Mikrophotogramm gut ersichtlich, stets als das Endastsystem einer dicken präganglionären Faser hervortretende längliche Geflechte, die gewöhnlich an zellfreien Gebieten, manchmal nahe zur Oberfläche, liegen. Sie sind zumeist geschlossen, schliessen sich manchmal aber auch mit feinen ultraterminalen Fasern einem anderen Knäuel an. Die Konstatierung freier Knäuel



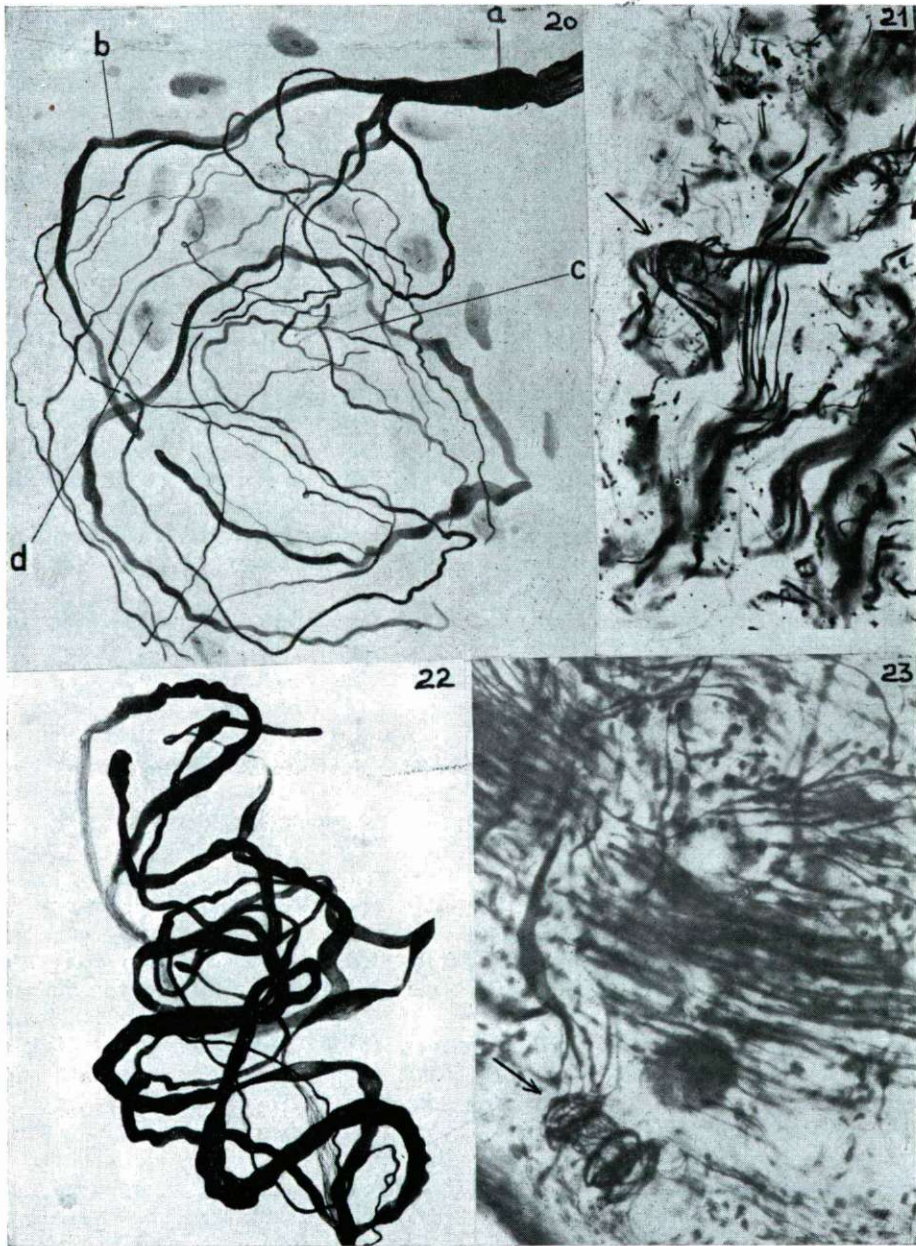


Abb. 20. *Columba livia domestica*: Struktur eines Pericellular-Plexus aus dem Ganglion ciliare. a-preganglionäre Faser, b-Seitenast, c-Plexus, d-Amphicyten. BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÄM Verfahren. Vergrößerung 600 $\times$ .

Abb. 21. *Phasianus colchicus*: Pericellular-Plexus aus dem Ganglion ciliare. BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÄM Verfahren. Mikrophotographie.

Abb. 22. *Gallus domesticus*: Sensorisches Knäuel aus dem Ganglion ciliare. BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÄM Verfahren. Mikrophotographie.

Abb. 23. *Columba livia domestica*: Struktur eines sensorischen Knäuels aus dem Ganglion ciliare, BIELSCHOWSKY—ÄBRAHÄM Verfahren. Vergrößerung 600 $\times$ .



im Ganglion scheint neu und ausserdem eine ziemlich peinliche Angelegenheit, da der Verdacht aufkommen kann, dass der als freies Knäuel qualifizierte Endapparat eigentlich ein perizelluläres Geflecht sei, innerhalb dessen die Nervenzelle nicht sichtbar wird. Auch diese Möglichkeit ist nicht von der Hand zu weisen und in der Tat können auch derartige Gebilde als freie Knäuel aufgefasst werden, es unterliegt aber keinem Zweifel, dass sorgfältige Untersuchungen zwischen beiden gut unterscheiden lassen. Die freien Knäuel sind nämlich viel länger als die Geflechte und erreichen oft über drei Zellen Grösse und auch ihre Lage ist stets eine solche, dass ein Kontakt mit der Zelle ausgeschlossen erscheint.

Gibt es aber Knäuelgebilde, die interzelluläre Knäuel genannt werden können, so erhebt sich die Frage, um was für Elemente es sich denn bei ihnen handelt. Um sensible, kann sofort die strikte Antwort lauten. Wie aber kann hier von sensiblen Elementen die Rede sein, wo doch der *Nervus oculomotorius* ein ausgesprochen motorischer Nerv ist? Nur so, antworten wir prompt, dass auch der Oculomotoriuskern sensible Zellen enthält, was leicht vorstellbar ist und dessen auch in modernen Untersuchungen Erwähnung getan ist. Leicht möglich ist aber auch, dass – wie WOLLARD annimmt – die sensiblen Fasern von den im *Mesencephalon* gelegenen sensiblen Trigeminskern in den Oculomotoriusstamm und durch diesen in das *Ggl. ciliare* gelangen. Übrigens kommen sensible Fasern auch in anderen vegetativen Ganglien vor, wie sie z. B. Ábrahám (1951) im *Ganglion stellatum* der Katze beschrieben hat.

Es erhebt sich nun noch eine Frage in Bezug auf das *Ganglion ciliare* der Vögel, die auch schon die älteren Forscher beschäftigt hat, nämlich die, ob die Zellen des Ganglions sympathische oder cerebrospinale Elemente sind. Die einst auf diese Frage gegebene Antwort hat sich im Laufe der Zeit geändert. Während manche es für ein vegetatives Ganglion halten und es als das kranialste Ganglion des *Trunkus sympathicus* erwähnen, wollen andere es mit den Spinalganglien homologisiert wissen.

In Bezug auf die Säugetiere lässt sich die Frage leicht beantworten, weil dort – von einigen charakteristischen Merkmalen abgesehen – die Struktur im allgemeinen die gleiche ist wie bei den vegetativen Ganglien. Bei den Vögeln aber liegen die Verhältnisse etwas schwieriger. Hier handelt es sich nämlich – wie wir sahen – um ausnahmslos unipolare Ganglienzellen, also im wesentlichen um solche wie im *Ganglion spinale*. Es bestehen aber Unterschiede, die den spinalen Charakter stark reduzieren: 1. fehlt die Glomerulusbildung, die aber nicht nur für die spinalen, sondern allgemein für alle cerebrospinale Ganglien bezeichnend ist. 2. Im *Ganglion ciliare* teilen sich die Fortsätze nicht T-förmig wie in den Spinalganglien. HOLTZMANN hat seinerzeit diese Teilungsform wahrgenommen, LENHOSSÉK aber konnte diese Angabe in seinen eigenen Untersuchungen nicht bestätigen. Auf Grund unserer Untersuchungen müssen wir LENHOSSÉK beipflichten. Es gibt keine T-Endigung, das Prinzip der Homologie hält auch auf diesem Gebiete nicht stand. 3. Ein weiterer, ebenfalls zu erwägender Gesichtspunkt ist, dass die spinalen Zellen stark sensiblen Charakters sind, die des *Ganglion ciliare* der Vögel aber motorischen, denn die aus ihnen austretenden Fortsätze sind diejenigen Fasern, aus denen – als aus postganglionären Fasern – sich ein grosser Teil der Fasern der *Nervi ciliares breves* und der *Nervi ciliares longi* zusammensetzt.

Eine ernste Überlegung der obigen Gesichtspunkte kann unseres Erachtens keine andere Schlussfolgerung zeitigen, als dass das *Ganglion ciliare* der Vögel



ein vegetatives, bzw. nach dem Ursprung seiner präganglionären Fasern zu urteilen, ein parasymphatisches Ganglion besonderen Charakters ist. Wir gehen aber auch nicht fehl, wenn wir es ein *Ganglion sui generis* nennen, das mit keinerlei anderen Ganglien zu homologisieren ist.

### Zusammenfassung

Die Verfasser haben anatomische und histologische Untersuchungen in Bezug auf die Augenmuskeln und das *Ganglion ciliare* von 57 Vogelarten angestellt. Die Ergebnisse ihrer Untersuchungen sind folgende:

1. Der Entwicklungsgrad und die Anordnung der Augenmuskeln hängen mit der Lebensweise und mit der Lage und Grösse der HARDERSchen Drüse zusammen.
2. Im Gegensatz zu der Behauptung von SLONAKER gibt der *Nervus abducens* keinen Ast zum *Ganglion ciliare* ab und endet nicht im *Musculus pyramidalis*, sondern im *Musculus quadratus*.

3. Die Vogelaugenmuskeln sind an Nerven überaus reich. Die Endplatten sind länglich, ihre Anzahl ist hier relativ grösser als in den Skelettmuskeln und um sie befinden sich keine Muskelzellkernhäufungen.

4. In den Augenmuskeln laufen neben den dicken markhaltigen Fasern auch dünne, wellige Nervenfasern, die aber mit den Endlamellen in keiner Verbindung stehen. Der Ursprung der Fasern ist morphologisch nicht feststellbar.

5. Neben den motorischen Fasern finden sich auch sensible Nervenfasern in sämtlichen Augenmuskeln; sie enden in verschiedenartigen Nervenendorganen. Man kann folgende drei Formen von Endorganen unterscheiden: a) Endlamelle, b) Muskelspindel, c) Knäuel.

6. Das *Ganglion ciliare* befindet sich am *Ramus superior* des *Nervus oculomotorius* – nicht am *Ramus inferior*, wie das von SLONAKER und STRESEMANN behauptet wird – und zwar liegt es als kleiner Wulst in der Substanz der Nerven selbst, oder verbindet sich mit oder ohne Stiel mit dem Nervenstamm.

7. Im Ganglion sind die Interneuralsynapsen vorhanden, doch nicht in den Formen, wie LENHOSSÉK sie beschreibt. Überall vorhandene und häufige Formen der Synapsen sind der Perizellularkorb und das Perizellulargeflecht. Die kelchförmige Endigung, die LENHOSSÉK als eine besondere Form von Nervenendigungen der Nervengewebe veröffentlicht, ist weder bei jungen, noch bei alten Tieren nachweisbar.

8. Das *Ganglion ciliare* der Vögel ist der einzige parasymphatische Ganglion, wo die LANGLEY-sche Interneuralsynapsis-Lehre im Gebiet des vegetativen Nervensystems auch morphologisch völlig bewiesen zu sein scheint.

9. Im *Ganglion ciliare* finden sich sensible Knäuel von verschiedener Form; dies beweist, dass sich auch sensible Fasern im *Nervus oculomotorius* befinden.

10. Die länglichen, geschlossenen Knäuel, die am Rande des Ganglions, unter dem Bindegewebe und sogar auch zentral in ziemlich grosser Menge vorkommen, werden von den Verfassern für sensible Endorgane des *Ganglion ciliare* gehalten.

11. Das Ciliarganglion der Vögel, das mit keinem Ganglion des Organismus identifizierbar ist, scheint durch seine eigenartige und alleinstehende Struktur ein Ganglion „*sui generis*“ zu sein.

## Schrifttum

- ÁBRAHÁM, A. (1940): Az emberi hasiagy (*Ganglion coeliacum*) szerkezete. Állattani Közlemények. 37, 145—163.
- ÁBRAHÁM, A. (1951): The comparative histology of the stellate ganglion. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 2, 311—354.
- ÁBRAHÁM, A. (1953): Blood pressure and peripheral nervous system. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 4, 307—365.
- ÁBRAHÁM, A.; STAMMER, A. (1959): Experimentell-morphologische Untersuchungen über die Innervation der Augenmuskeln von Fröschen. Z. mikr.-anat. Forsch. 65, 592—594.
- BABMINDRA, V. P. (1963): Über die Morphologie der Synapsen in oberen Halsganglion des Menschen und der Säugetiere. Acta Biol. Univ. Szeged 9, 17—23.
- FRANZ, V. (1934): Höhere Sinnesorgane. In Bolk's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 2, Berlin—Wien.
- LENHOSSÉK, M. (1911): Das Ganglion ciliare der Vögel. Arch. mikr. anat. Entw. 76, 746—796.
- LORENZO DE, A. (1939): The fine structure of synapses. Biol. Bull. 117, 390—399.
- MEYLING, H. A. (1964): The structure of the motor endplate in skeletal muscle with reference to its autonomic innervation. Acta Neuroveg. 26, 292—311.
- ÓNODI, I. (1901): Das Ganglion ciliare der Vögel. Anat. Anz. 19, 118—129.
- PINES, J. L. (1927): Zur Morphologie des Ganglion ciliare beim Menschen. Z. mikr. anat. Forsch. 10, 313—330.
- PINES, J. L.; Friedman, E. (1929): Zur vergleichenden Histologie des Ganglion ciliare bei Säugetieren. Z. mikr. anat. Forsch. 16, 259—294.
- SAS, J.; Scháb, R. (1952): Die sogenannten „Palissaden“ Endigungen der Augenmuskeln. Acta Morph. Acad. Sci. Hung. 2, 259—267.
- SLONAKER, L. J. (1918): A physiological study of the anatomy of the eye and its accessory parts of the english sparrow (*Passer domesticus*) J. Morph. 31, 351—434.
- STAMMER, A. (1956): Beiträge zur Kenntnis des Ganglion ciliare des Hundes. Acta Biol. Univ. Szeged 2, 219—234.
- STAMMER, A. (1965): Histological and histochemical examinations on the ciliary ganglion of mammals. Symp. Biol. Hung. 5, 93—107.
- STRESEMANN, E. (1927): Aves. In Kükenthal's Handbuch der Zoologie 7, Berlin—Leipzig.
- SZAKÁLL, S. (1902): Über das Ganglion ciliare bei unseren Haustieren. Arch. wiss. prakt. Thierheilkunde 28, 476—492.
- SZENTÁGOTHAI, J.; DONHOFFER, Á.; RAJKOVITS, K. (1954): Die Lokalisation der Cholinesterase in der interneuronalen Synapse. Acta Histochem. 1, 272—281.

Anschrift der Verfasser  
 Prof. Dr. A. Ábrahám  
 Dr. A. Stammer  
 Szeged, Ungarn,  
 Tácsis M. u. 2.